

ANNEE 2007 THESE : 03 – TOU 3 – 4035

Actualisation des connaissances sur la systématique et la phylogénie des serpents

---

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

présentée et soutenue publiquement en 2007
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse

par

Vincent VALLI
Né le 25 novembre 1981, à Troyes

Directeur de thèse : M. le Professeur Jacques DUCOS de LAHITTE

JURY

PRESIDENT :
M. Jean-François MAGNAVAL Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESSEUR :
M. Jacques DUCOS de LAHITTE Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
M. Yves LIGNEREUX Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE



MINISTERE DE L'AGRICULTURE ET DE LA PECHE

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

Directeur	: M.	**A. MILON**
Directeurs honoraires	M.	**G. VAN HAVERBEKE**
	M.	**J. FERNEY**
	M.	**P. DESNOYERS**
Professeurs honoraires	M.	**L. FALIU**
	M.	**C. LABIE**
	M.	**C. PAVAUX**
	M.	**F. LESCURE**
	M.	**A. RICO**
	M.	**D. GRIESS**
	M.	**A. CAZIEUX**
	Mme	**V. BURGAT**
	M.	**J. CHANTAL**
	M.	**J.-F. GUELFI**
	M.	**M. EECKHOUTTE**

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

M. **BRAUN Jean-Pierre,** *Physique et Chimie biologiques et médicales*
M. **CABANIE Paul,** *Histologie, Anatomie pathologique*
M. **DARRE Roland,** *Productions animales*
M. **DORCHIES Philippe,** *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
M. **EUZEBY Jean,** *Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie*
M. **TOUTAIN Pierre-Louis,** *Physiologie et Thérapeutique*

PROFESSEURS 1ère CLASSE

M. **AUTEFAGE André,** *Pathologie chirurgicale*
M. **BODIN ROZAT DE MANDRES NEGRE Guy,** *Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie*
M. **CORPET Denis,** *Science de l'Aliment et Technologies dans les industries agro-alimentaires*
M. **DELVERDIER Maxence,** *Anatomie pathologique*
M. **ENJALBERT Francis,** *Alimentation*
M. **FRANC Michel,** *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
M. **HENROTEAUX Marc,** *Médecine des carnivores*
M. **MARTINEAU Guy-Pierre,** *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de basse-cour*
M. **PETIT Claude,** *Pharmacie et Toxicologie*
M. **REGNIER Alain,** *Physiopathologie oculaire*
M. **SAUTET Jean,** *Anatomie*
M. **SCHELCHER François,** *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de basse-cour*

PROFESSEURS 2e CLASSE

Mme **BENARD Geneviève,** *Hygiène et Industrie des Denrées Alimentaires d'Origine Animale*
M. **BERTHELOT Xavier,** *Pathologie de la Reproduction*
M. **CONCORDET Didier,** *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
M. **DUCOS Alain,** *Zootechnie*
M. **DUCOS de LAHITTE Jacques,** *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. **GUERRE Philippe,** *Pharmacie et Toxicologie*
Mme **HAGEN-PICARD Nicole,** *Pathologie de la Reproduction*
Mme **KOLF-CLAUW Martine,** *Pharmacie -Toxicologie*
M. **LEFEBVRE Hervé,** *Physiologie et Thérapeutique*
M. **LIGNEREUX Yves,** *Anatomie*
M. **PICAVET Dominique,** *Pathologie infectieuse*
Mlle. **TRUMEL Catherine,** Pathologie médicale des équidés et des carnivores domestiques

INGENIEUR DE RECHERCHES

M. **TAMZALI Youssef,** *Responsable Clinique équine*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

Mme **MICHAUD Françoise,** *Professeur d'Anglais*
M. **SEVERAC Benoît,** Professeur d'Anglais

MAÎTRE DE CONFERENCES HORS CLASSE

M. **JOUGLAR Jean-Yves,** *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de basse-cour*

MAÎTRES DE CONFERENCES CLASSE NORMALE

M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des Denrées Alimentaires d'Origine Animale*
Mme **BENNIS-BRET, Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
Mme **BOUCLAINVILLE –CAMUS, Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mme **BOUCRAUT-BARALON Corine**, *Pathologie infectieuse*
Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des Denrées Alimentaires d'Origine Animale*
Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie du bétail*
Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Elevage et Santé Avicoles et Cunicoles*
M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mlle **LACROUX Caroline**, Anatomie Pathologie, Histologie
Mme **LETRON –RAYMOND, Isabelle**, *Anatomie pathologique*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, Pathologie chirurgicale
M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminant*
M. **MONNEREAU Laurent**, *Anatomie, Embryologie*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
Mme **TROEGELER –MEYNADIER, Annabelle**, *Alimentation*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*

MAÎTRES DE CONFERENCES CONTRACTUELS

M. **CASSARD Hervé**, *Pathologie du bétail*
M. **NOUVEL Laurent-Xavier**, *Pathologie de la reproduction*
M. **PADHILA MATHIAS Goncalo**, Maladies contagieuses
M. **REYNOLDS Brice**, *Pathologie médicale des Equidés et Carnivores*
M. **VOLMER Romain**, *Infectiologie*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

Mle **BIBBAL Delphine**, H.I.D.A.O.A Sciences de l'Alimentation
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
Mlle **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales*

A notre Président de Thèse

Monsieur le Professeur Jean-François MAGNAVAL
Professeur des Universités
Praticien hospitalier
Parasitologie

Qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse
Hommages respectueux

A notre Jury de Thèse

Monsieur le Professeur Jacques DUCOS de LAHITTE
Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Parasitologie et maladies parasitaires

Pour la qualité et la précision de son aide au cours de ce travail
Qu'il trouve ici l'expression de notre profonde reconnaissance

Monsieur le Professeur Yves LIGNEREUX
Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Anatomie

Qui nous a fait l'honneur de participer à notre jury de thèse
Qu'il trouve ici la marque de toute notre considération

A toute ma famille,

Et plus particulièrement à mes parents, dont le soutien, à quelque plan que ce soit, n'a jamais faibli. Sachez que je suis fier, chaque jour un peu plus, de l'éducation que vous m'avez donnée, sans laquelle je n'aurais sans doute jamais envisagé d'aller aussi loin…

A tout le reste de ma famille également, qui malgré l'éloignement, n'a cessé de me soutenir. Merci pour les bons moments passés en votre présence et pour votre soutien téléphonique et postal.

A Alain,

Dit Doc, qui m'accueille encore aujourd'hui tout aussi volontiers qu'il le faisait il y a quinze ans et qui, je l'espère, me servira d'exemple pendant encore très longtemps. D'ami, puis de mentor, tu es passé en plus au grade de confrère, ce qui laisse encore une place pour devenir, je l'espère, un futur associé…

A Jeff,

Frère de cœur et d'âme pendant ces cinq années d'école. La liste des preuves de notre amitié pourrait en soi faire l'objet d'une thèse, je me contenterai donc d'un seul mot : merci.

A Tipiak,

Que j'ai malheureusement connu un peu tard pour en profiter autant que je l'aurai souhaité, et sans qui ce travail n'aurait peut-être pas pu aboutir. J'espère que le temps que l'on n'a pas passé ensemble à l'école nous reviendra en tant que docteurs vétérinaires.

Et à tous les autres,

Julot, Lulu, Wilho, Marc, Paco, Aline, Tim, Raph, Milou, Platane, Droopy, Anne-So, Aurélie, Steph, Ange, Caro, JT, Milouze, Simon, Flo, Lol, grande Nabou… sans qui toutes ces années d'études que concluent cette thèse n'auraient pas été aussi agréables. Si je devais ne faire qu'un souhait par ce travail, ce serait de toujours pouvoir se donner l'occasion de rigoler (ou d'être sérieux…) autant qu'on a déjà su le faire.

Mais surtout,

Je souhaite dédicacer ce travail à mon grand-père, le très estimé Docteur Bredelet, dernier artiste vétérinaire de son temps. Mon seul grand regret dans la vie sera toujours qu'il n'en puisse pas voir la consécration. Merci de m'avoir transmis, malgré toi, ta passion.

Table des matières

Table des illustrations

Introduction

Le Grand Larousse Universel décrit l'évolution comme « l'ensemble des changements subis au cours des temps géologiques par les lignées animales et végétales, ayant eu pour résultat l'apparition de formes nouvelles » ([A] **6**:4041). Cette définition est quelque peu réductrice sur trois points. Tout d'abord, le terme de « temps géologiques » peut laisser entendre que ce processus est aujourd'hui révolu, la géologie renvoyant à l'étude des temps passés. De plus, ce terme ambigu peut laisser croire que l'évolution est un processus discontinu, les temps géologiques étant séparés en différentes périodes et ères bien définies. Ensuite, l'évolution ne s'applique pas seulement aux espèces animales et végétales, mais à tous les organismes, incluant les bactéries, les protistes, voire même les virus, dont on ne sait même pas si on peut les considérer comme des organismes vivants ([B]). Enfin, le résultat de l'évolution n'est pas tant l'apparition de formes nouvelles que le remplacement de formes vivantes par d'autres. On pourrait donc redéfinir l'évolution comme « l'ensemble des changements génétiques que subissent les organismes au cours du temps » (Pagel, 2002a).

Si elle nous apparaît aujourd'hui triviale, avec des termes largement popularisés tel que le darwinisme notamment, la notion d'évolution des espèces n'est en fait apparue que relativement récemment et, comme toute révolution idéologique, ne s'est pas faite sans de vives critiques.

Avant elle, la théorie du catastrophisme, largement inspirée de la Bible, prônait la fixité des espèces et l'apparition de nouvelles formes vivantes par vagues, chacune survenant en remplacement de la précédente, détruite par catastrophes naturelles. L'un des plus fervents adeptes de cette théorie n'est autre que le Français Georges Cuvier (1769-1832), fondateur de la paléontologie et spécialiste de l'anatomie comparée, qu'il élève au rang de science à part entière. Il est également reconnu pour avoir posé les bases des grands groupes du règne animal, en précurseur de la taxonomie actuelle ([C], rubrique Cuvier Georges).

Sa théorie du catastrophisme le met rapidement en conflit avec son compatriote Lamarck (1744-1829), qui prône le transformisme. Cette théorie, qui s'appuie sur l'évolution des organes en fonction de leur utilisation, bien qu'imparfaite, n'en est pas moins la première proposition de la non-immuabilité des espèces. Vivement critiqué par ses pairs, au premier rang desquels se trouve Cuvier, ainsi que par l'église, le « lamarckisme » ne sera réellement reconnu que 60 ans après la mort de son inventeur ([C], rubrique Lamarck).

La géologie, par l'intermédiaire de l'Anglais Charles Lyell (1797-1875), reprenant les travaux de James Hutton (1726-1797), apportera le dernier support nécessaire à la naissance de la théorie de l'évolution. Pour ces deux hommes, la formation de la Terre est un processus continu qui se renouvelle sans cesse, et non pas une simple superposition de strates géologiques comme le prône le neptunisme. Toutefois, Lyell ne considère nullement l'évolution des espèces, et ne remet pas en cause leur fixité ([C], rubrique Lyell Charles).

Les principes d'évolution géologique et biologique seront enfin réunis par cet homme illustre entre tous, Charles Darwin (1809-1882). Celui-ci, embarqué en 1831 sur le *Beagle* pour une expédition en Patagonie, collecte une grande quantité d'informations géologiques et recense une grande quantité d'espèces fossiles et vivantes. Ses observations, non contentes de confirmer la théorie de Lyell sur l'évolution de la Terre, suggèrent également une évolution des espèces. Ces conclusions sont nées notamment de l'observation par Darwin de fossiles d'espèces d'Ongulés éteintes, mais présentant de fortes ressemblances avec le squelette des

chevaux actuels. Dans le même temps, et complètement indépendamment, son compatriote Alfred Russel Wallace, défini ce qu'il appelle « la survivance du plus apte », titre d'une lettre qu'il rédige en 1858 à l'intention de Charles Darwin, et qui fut l'élément déclencheur de la rédaction par ce dernier du célèbre livre *Sur l'origine des espèces*, achevé à la fin de l'année 1859 ([C] rubrique Darwin).

Ainsi était née la théorie de l'évolution, prônant une origine commune de toutes les espèces. Avant d'être une science, la phylogénie – cette discipline qui vise à la compréhension de l'ordre dans lequel se sont succédées les espèces, ou comment les différents groupes vivants sont reliés les uns aux autres par le biais de l'évolution – est donc une idée intuitive. Les deux notions sont nées du même œuf et, dès lors que la théorie de l'évolution a été acceptée, les hommes ont immédiatement cherché à comprendre leurs origines en retraçant l'arbre généalogique – ou, plus scientifiquement, l'arbre phylogénétique – du vivant.

Malheureusement, face aux phylogénéticiens se dressent un certain nombre d'obstacles, et une découverte dans ce domaine ne peut être considérée comme très probable que si elle a été mise en évidence un certain nombre de fois par des procédés et des études indépendants. Ainsi la phylogénie, et avec elle la taxonomie, discipline qui vise à nommer les différents groupes vivants de manière cohérente, sont en perpétuel remaniement. Ses outils sont très variés, et l'apport récent de la génétique, notamment, a bouleversé de nombreux traits de la classification jusque là admise. Le groupe des serpents, et plus globalement celui des reptiles, ne fait pas exception à la règle, et il est de très nombreux exemples pour lesquels la taxonomie actuellement adoptée va à l'encontre des nouvelles connaissances apportées par la phylogénie.

Le but de cette thèse est donc de recueillir dans un même ouvrage les récentes découvertes phylogénétiques et systématiques des serpents supérieurs, afin d'en adapter la taxonomie. En particulier, un grand nombre de groupes de serpents ne correspond pas à une réalité évolutive, et la classification supérieure (familles et sous-familles) des serpents actuellement en vigueur ne tient pas compte de ces récentes découvertes phylogénétiques. Le but premier de cette thèse sera donc de corriger cela en adoptant divers changements taxonomiques actualisant la classification de ce groupe. Par ailleurs, de récents éléments ayant été apportés sur l'origine de ces serpents, il sera également question de la phylogénie et de la taxonomie corrigées des reptiles. Enfin, autant qu'il est possible de le faire compte tenu du nombre parfois limité d'information taxonomiques disponibles pour certains groupes de serpents, les principaux genres seront situés les uns par rapport aux autres. Cette dernière partie sera très inégale en ce sens qu'un grand nombre d'études phylogénétiques porte sur les vipères et les crotales, deux groupes d'importance médicale majeure, alors que peu d'études comparativement portent spécifiquement sur les autres groupes. La phylogénie des crotales sera donc, de loin, la plus précisément détaillée ; l'étude des autres groupes de serpents sera plutôt vue comme une base pour les études phylogénétiques à venir.

Partie I – Evolution, phylogénie et taxonomie

L'évolution est un processus complexe, progressif, imperceptible à l'échelle d'une vie humaine, mais qui a pourtant lieu depuis la nuit des temps. Ce n'est pas seulement le mécanisme qui réduit le nombre de doigts des Ongulés ou modifie le bec de populations insulaires de passereaux, c'est ce processus qui a permis la création de toutes les espèces actuelles et fossiles depuis la toute première cellule vivante, il y a 3.7 milliards d'années. Tous ces éléments caractérisant le processus de l'évolution sont autant d'obstacles que doivent surmonter les phylogénéticiens et les systématiciens pour comprendre l'ordre de succession des différents groupes vivants (que l'on appelle également phylums).

La phylogénie est en elle-même une science compliquée, qui manipule des notions qui ne le sont pas moins, et qu'il va falloir définir pour pouvoir, tout d'abord, construire l'arbre phylogénétique des reptiles et des serpents supérieurs, mais aussi et surtout, pour comprendre pourquoi telle configuration est préférée à telle autre. En effet, cette thèse donnera régulièrement lieu à des prises de position, allant régulièrement contre les faits actuellement admis, qu'il s'agira à chaque fois de justifier selon les meilleurs arguments.

Cette première partie vise donc à expliquer ce qu'est un arbre phylogénétique, sur quelles bases ils sont construits, quelles sont les lois qui les régissent, et comment ils donnent naissance à la taxonomie des phylums. Elle se terminera par une sorte de « mode d'emploi » pour la lecture de ce travail.

I-1 – Définitions et buts de la phylogénie

I-1-1 – Présentation des arbres phylogénétiques

Il a été dit en introduction que la phylogénie, avant d'être une science, est une notion intuitive, née en même temps que la compréhension du principe de l'évolution par Charles Robert Darwin et Alfred Russel Wallace, à la fin du XIXe siècle. Les deux hommes, de façon complètement indépendante – ils étaient alors aux antipodes l'un de l'autre – ont en effet compris une notion essentielle : toutes les espèces, animales ou végétales, vivantes ou fossiles, partagent une origine commune, à partir de laquelle ils ont progressivement divergé au cours du temps ([C] rubrique Darwin).

Il est intéressant de remarquer que, intuitivement, les deux hommes ont représenté l'évolution des groupes animaux sous forme d'un arbre (Bielawski, 2002). La compréhension de ces arbres, plus tard appelés « arbres phylogénétiques », est essentielle. Et, s'ils peuvent adopter plusieurs conformations différentes – qui d'ailleurs n'apportent pas toutes les mêmes informations – ils sont toujours construits selon les mêmes principes.

Ces arbres sont établis selon un schéma bien précis, reflet de la **phylogénie** (littéralement, la « construction des phylums »), c'est-à-dire de l'ordre dans lequel les groupes

animaux sont inter-connectés par le biais de l'évolution. En pratique, un arbre phylogénétique a pour tâche de rapprocher les phylums telle que l'évolution les a créés.

Pour prendre un exemple concret, les lions, les hommes et les chauve-souris font ensemble partis d'un même groupe – ce sont tous les trois des mammifères – définis par une succession de caractères communs – l'allaitement des jeunes, notamment. Ces phylums seront donc rapprochés dans l'arbre phylogénétique en un phylum supérieur. Mais les mammifères, les poissons et les reptiles font tous parti d'un phylum encore supérieur, celui des vertébrés, caractérisé notamment par la présence de structures cartilagineuses ou osseuses protégeant le système nerveux central. Il est opposé à d'autres groupes animaux, qui pourtant appartiennent tous au phylum des animaux (que l'on appelle le règne animal), opposé (notamment) au phylum des végétaux, tous deux étant pourtant unis en tant qu'eucaryotes (organismes dans lequel le matériel génétique est contenu dans un organite particulier, le noyau cellulaire) et ainsi opposés aux bactéries, etc. (voir en particulier [B]).

Ainsi est-il toujours possible de regrouper les organismes vivant dans des phylums plus ou moins gros, reflet de leur évolution : tous les mammifères ont un ancêtre commun, mais partagent également un ancêtre commun, plus ancien, avec les autres vertébrés. La succession de ces phylums de rangs de plus en plus important se représente sous forme d'un arbre dit phylogénétique.

Fondamentalement, un arbre est un assemblage de **branches** reliées entre elles par des **nœuds**. Si l'on considère que ces arbres représentent l'évolution des lignées biologiques, on peut alors voir les nœuds comme le moment où deux lignées ont divergé, et les branches comme représentants des différents groupes animaux (Bielawski, 2002).

L'arbre présenté en figure 1 est une représentation hypothétique de la phylogénie de 5 phylums. Ces 5 phylums, notés 1 à 5, se situent à l'extrémité des branches dites **terminales**. Cet arbre est constitué de 3 nœuds, notés B à D, et d'une **racine** notée A. Chaque nœud ou racine représente la séparation de deux lignées, ce que l'on appelle « **événement de spéciation** » (Bielawski, 2002).

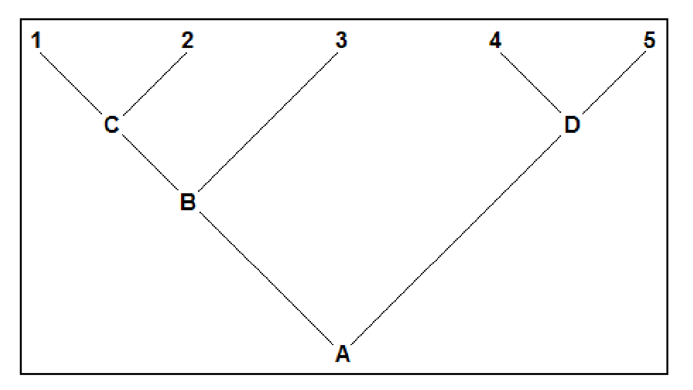


Figure 1. Organisation d'un arbre phylogénétique.

Les extrémités de cet arbre correspondent à des phylums réels, alors que les nœuds correspondent à des « **ancêtres communs** ». Un des plus grands obstacles à l'établissement des arbres phylogénétiques réside dans le fait que ces ancêtres communs ne correspondent pas à une espèce identifiable. En effet, l'évolution est un processus continu, né en même temps que la vie il y a 3,7 milliards d'années, et il n'est pas possible en pratique de dire à quel moment précis un groupe animal se scinde en deux groupes indépendants. En ce sens, il est bien nécessaire de différencier la notion d'ancêtre commun et celle de fossile. Il est possible d'incorporer les espèces disparues dans les arbres phylogénétiques, mais celles-ci seront terminales, au même titre que les espèces actuelles (voir par exemple Lee, 2005). Ainsi, pour être tout à fait rigoureux, il ne convient pas de dire, par exemple, que les dinosaures sont les ancêtres des oiseaux, mais bien que les dinosaures et les oiseaux partagent un proche ancêtre commun.

Dans la représentation de la figure 1, le nœud C représente la position, théorique, de l'ancêtre commun aux phylums 1 et 2, alors que le nœud B représente l'ancêtre commun des phylums 1, 2 et 3 ainsi que de l'ancêtre commun C. La racine d'un arbre qui en possède une – nous verrons que tous les arbres ne sont pas « enracinés » – représente donc l'ancêtre commun de tous les phylums contenus dans l'arbre. Pour reprendre la discussion précédemment abordée, on peut considérer que le phylum 1 désigne les Oiseaux, et que le phylum 2 désigne les dinosaures. Leur ancêtre commun C n'est quant à lui pas formellement identifiable. Nous aurons l'occasion de rediscuter de cet exemple un peu plus loin.

I-1-2 – Relations entre les différents phylums de l'arbre

Pour bien comprendre un arbre phylogénétique, il faut bien avoir compris la notion d'ancêtre commun, et tout ce qu'elle implique. En particulier, tous les groupes animaux descendants d'un même ancêtre commun forment, avec l'ancêtre en question, ce que l'on appelle une **classe** (Bielawski, 2002). Ce terme peut être ambigu par comparaison au terme désignant le troisième rang taxonomique de la classification classique, après le règne et l'embranchement (par exemple, la classe des *Mammalia* désignant les mammifères et leurs parents éteints). Dans la systématique traditionnelle, les oiseaux et les reptiles forment également une classe taxonomique. Mais de récentes découvertes phylogénétiques remettent en cause la validité de cette classification (car, justement, ne constituant pas une classe phylogénétique ; *vide infra*). Aussi, à moins de préciser qu'il s'agit de la « classe taxonomique », les seuls emplois du terme « classe » dans la suite de cette thèse désigneront un groupe d'organismes partageant un ancêtre commun.

Une classe, donc, est composée d'**espèces sœurs** (ou de phylums frères). On peut ainsi décomposer l'arbre de la figure 1 en 3 classes (fig. 2) : les espèces 1 et 2 sont sœurs, l'espèce 3 est quant à elle sœur de la classe formée par les espèces 1 et 2 et leur ancêtre commun C, et la classe formée par les espèces sœurs 4 et 5 et leur ancêtre commun D est sœur de toutes les autres. On dit alors de cette dernière classe qu'elle est la plus **basale** de l'arbre, les autres étant plus **dérivées** (Bielawski, 2002).

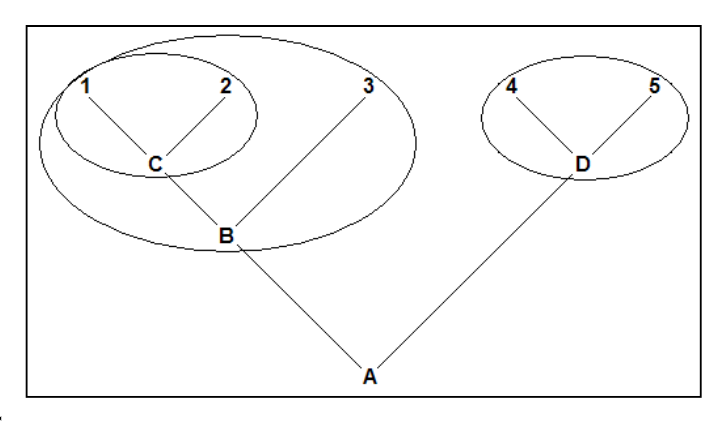


Figure 2. Illustration des définitions d'espèces sœurs et de classe phylogénétique.

Cette longue description littérale peut s'écrire plus simplement, de façon mathématique, représentation parfois très utile dans la description des arbres. Ainsi, l'arbre de la figure 1 peut s'écrire ((espèce4, espèce5) (espèce3 (espèce1, espèce2))), ou plus simplement encore ((4, 5) (3 (1, 2))). Nous aurons plusieurs fois l'occasion d'utiliser cette écriture par la suite.

En guise de conclusion à cette partie, il me semble important de définir la différence importante qu'il peut y avoir entre les notions de groupes basal *versus* dérivé et celles de groupes primitif *versus* évolué. En particulier, il est question de rejeter l'amalgame souvent fait entre un groupe basal et un groupe primitif.

Pour prendre un exemple qui concerne cette thèse, la superfamille des *Scolecophidia* est communément reconnue comme basale au sein des serpents (*vide infra*). Ce groupe de serpents est souvent considéré comme primitif par la position basale qu'il occupe, mais également par son mode de vie cryptique et fouisseur, considéré comme peu évolué. Au contraire, les caractères que présentent ces serpents témoignent d'un haut degré d'évolution, en liaison avec une spécialisation dans le mode de vie fouisseur, mode de vie dans lequel ils excellent. En ce sens, les *Scolecophidia* ne sont pas moins adaptés à leur niche écologique que ne le sont les serpents dits « supérieurs » à la leur.

Dit autrement, la majorité des groupes vivants, parce que, justement, non-éteints, témoignent d'une adaptation efficace à leur niche écologique. Une exception à cela pourrait être par exemple l'ordre des *Rhynchocephalia*, qui ne contient en tout et pour tout que deux espèces (les tuaturas, genre *Sphenodon*) endémiques d'îles dépourvues de rongeurs, ce qui doit être la raison majeure de leur survie (Lee *et al.*, 2004). Ce groupe correspond en réalité assez bien à la définition de « fossile vivant » (*vide infra*).

I-1-3 – Monophylie, paraphylie et polyphylie : le cas des reptiles

Les trois termes de monophylie, paraphylie et polyphylie sont omniprésents dans la bibliographie phylogénétique, et seront largement employés tout au long de cette thèse. C'est pourquoi il est fondamental de correctement les définir.

Les trois classes identifiées dans l'arbre de la figure 2 – (1, 2), (4, 5) et (3 (1, 2)) – désignent ce que l'on appelle des groupes naturels, car renvoyant à une réalité évolutive. On peut également parler d'eux comme de groupes dits **monophylétiques**, c'est à dire, littéralement, constitués par un seul phylum (Bielawski, 2002). Chacun de ces groupes monophylétique reçoit le nom de **taxon** (Bielawski, 2002). Par exemple, le sous-ordre des *Serpentes* est le taxon regroupant tous les serpents ; il est séparé en trois superfamilles, chacune représentant un taxon plus petit de serpents ([D]).

Pour qu'un groupe soit monophylétique, il faut qu'il remplisse les deux conditions suivantes : le taxon doit représenter un ensemble de taxons plus petits descendants d'un unique ancêtre commun ; et tous les descendants de cet ancêtre doivent être inclus dans le taxon ainsi créé (Bielawski, 2002). Si une de ces conditions n'est pas remplie, le taxon n'est pas monophylétique.

La meilleure illustration de cela, parfaitement intégrée à ce travail, concerne la phylogénie des reptiles. Il a déjà été souligné que la classe (taxonomique) des *Reptilia*, telle qu'elle était anciennement définie, n'était pas monophylétique (voir par exemple Bielawski, 2002). Lee *et al.* (2004), dans leur article très complet sur la résolution des relations supérieures des reptiles, titrent d'ailleurs leur première partie par « *What, if anything, is a reptile ?* » : qu'est ce qu'un reptile, si c'est vraiment quelque chose ?

On associe souvent l'origine des tétrapodes – vertébrés pourvus de quatre membres à l'âge adulte – avec la sortie de l'eau des vertébrés, ce qui revient à opposer les super-classes des tétrapodes et des poissons. Pourtant les tétrapodes les plus primitifs ainsi que certains de ses représentants évolués (amphibiens) restent plus ou moins inféodés au milieu aquatique. Ils possèdent une peau perméable à l'eau et ont en général adopté un mode de reproduction utilisant activement le milieu aquatique (pour le transport des gamètes ou le développement

des œufs et des larves). Certaines lignées de tétrapodes (incluant certains amphibiens) ont pu s'affranchir partiellement de cette dépendance, par acquisition d'une reproduction interne et d'un mode de développement direct, c'est-à-dire ne passant pas par des stades larvaire ou nymphal (Lee *et al*., 2004).

Pourtant, seule une lignée, celle des *Amniota*, a pu s'affranchir complètement de la vie en milieu aquatique. Les innovations nécessaires à cette sortie des eaux ont été l'acquisition d'un épiderme imperméable, l'acquisition d'une respiration costale pulmonaire, et le développement de l'œuf amniote, protégé par une coquille et des membranes protectrices (le chorion et l'amnios), et pourvu d'un stock de nutriments suffisant pour s'affranchir des stades larvaire et nymphal (Lee *et al*., 2004).

Les reptiles (*Reptilia*) sont un sous-groupe de ces amniotes. Historiquement, les amniotes ont été séparés « horizontalement » en deux groupes : les amniotes dits « supérieurs », caractérisés notamment par l'endothermie (qui caractérise les animaux communément appelés « à sang chaud ») et une peau couverte de phanères dermiques (poils et plumes), et les amniotes dits « inférieurs », principalement ectothermes (« à sang froid ») et à la peau couverte d'écailles épidermiques. Cette ancienne définition incluait les tuaturas dont il a déjà été question, les squamates (serpents et lézards), les crocodiles et les tortues, aussi bien que les formes éteintes des plésiosaures, des reptiles dits « mammaliens » (pélycosaures, thérapsides), les dinosaures et les ptérosaures (Lee *et al*., 2004).

Ainsi définis, les reptiles excluaient donc les oiseaux, qui sont pourtant de proches parents des crocodiles et des dinosaures, mais incluaient les reptiles mammaliens, en réalité plus proches des mammifères que des reptiles *sensu stricto* (Bielawski, 2002 ; Lee *et al*, 2004). De plus, on a récemment découvert certains caractères des ptérosaures et des dinosaures théropodes qui rendent leur inclusion aux reptiles délicate (bibliographie détaillée par Lee *et al*., 2004).

D'où la récente redéfinition du groupe des *Reptilia* dans une classe monophylétique, pour y inclure les oiseaux mais en exclure les reptiles mammaliens. Ainsi reconnus, les *Amniota* sont divisés en deux groupes principaux, celui des *Reptilia*, et celui des *Synapsida* (mammifères et leurs ancêtres fossiles) (voir illustration de la figure 3).

Cet ancien groupe des reptiles est donc une parfaite illustration de ces notions de paraphylie et de monophylie, puisqu'il ne respectait aucune des deux conditions de la monophylie.

Tout d'abord, les oiseaux (*Aves*) sont profondément nichés au milieu des reptiles tels qu'anciennement définis, étant frères des *Lepidosauria* (classe rassemblant les rhynchocéphales, les lézards et les serpents). La seconde condition de la monophylie n'était donc pas remplie, puisque tous les descendants de l'ancêtre commun des *Reptilia* n'étaient pas des reptiles. Un tel taxon est dit **paraphylétique** (Bielawski, 2002). Notons au passage que les oiseaux sont, eux, monophylétiques.

Ensuite, la position des « reptiles » synapsides comme frères des mammifères (*Mammalia*) impliquait que l'ancêtre commun de tous les reptiles, le taxon appelé *Amniota*, n'appartenait pas au phylum des *Reptilia*. La première condition de la monophylie n'était donc pas respectée non plus : en plus d'être paraphylétique, ce taxon était également **polyphylétique** (Bielawski, 2002).

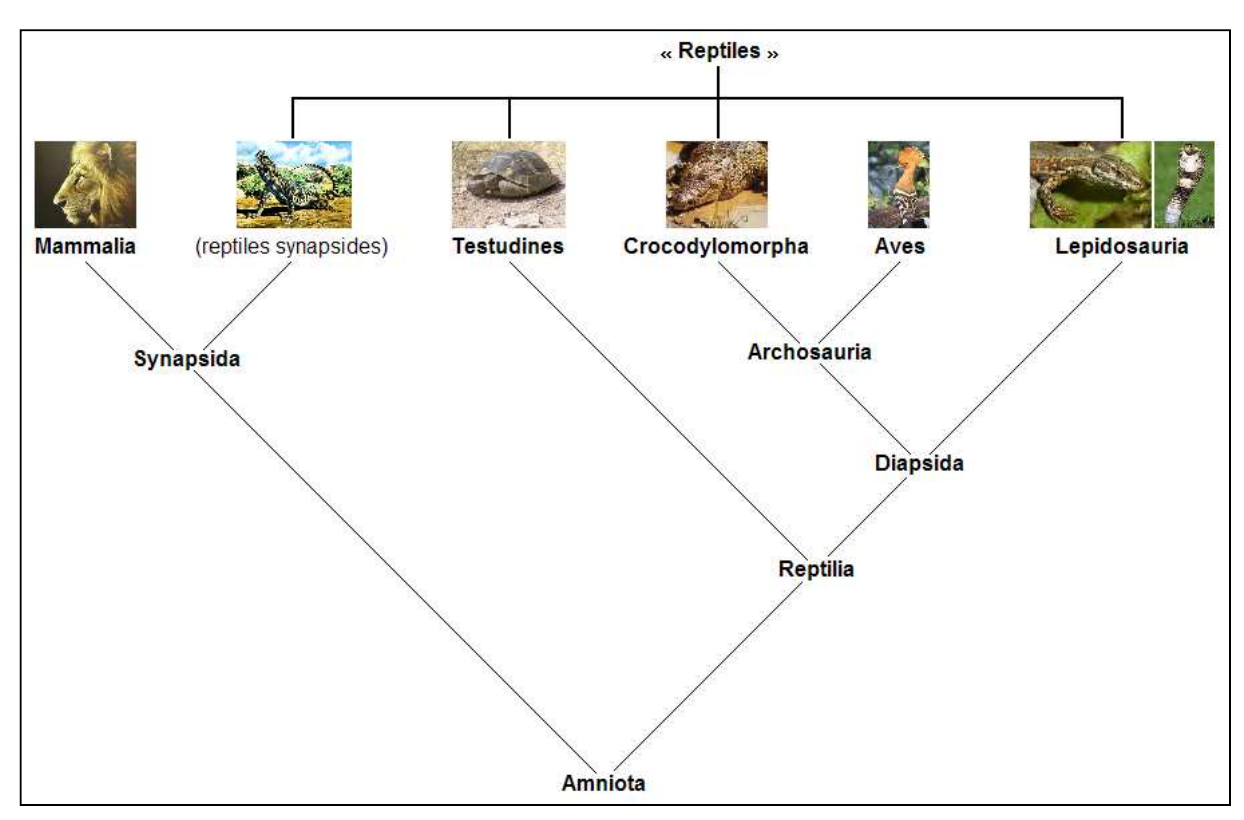


Figure 3. Nouvelle et ancienne définitions des reptiles. Cet arbre présente la phylogénie actuellement admise des vertébrés supérieurs, avec la définition actuelle des reptiles (*Reptilia*) surmontée de l'ancienne définition (« Reptiles »), qui incluait les reptiles synapsides mais excluait les oiseaux. A l'exception des anciens reptiles synapsides, les groupes éteints n'ont pas été représentés. Arbre établi d'après Lee *et al.* (2004]) et [B].

Pour reprendre l'image d'un arbre, un taxon monophylétique se définit donc comme un groupe de feuilles que l'on peut isoler de toutes les autres en ne sciant qu'une seule branche de l'arbre. Si pour obtenir l'ensemble des feuilles définissant le taxon, on est obligé de couper plusieurs branches, le taxon est dit polyphylétique ; si au contraire, après avoir couper la branche principale, on est obligé d'en retirer une partie, le taxon est paraphylétique.

Ces notions de paraphylie et de polyphylie nous renvoient au problème de la représentativité des espèces incluses dans les études phylogénétiques. Car on ne peut identifier la monophylie d'un taxon que si l'on se donne les moyens de la trouver. Considérons par exemple le groupe des serpents de mer. Cet ensemble compte une soixantaine d'espèces réparties dans 17 genres. Tous forment ensemble un groupe *a priori* homogène, caractérisé notamment par plusieurs adaptations au milieu marin, qu'il n'est pas utile de détailler pour le moment. On sait aujourd'hui que les serpents marins forment un groupe paraphylétique, le genre *Laticauda* étant plus proche des serpents terrestres australiens que des autres serpents marins, dits « vrais serpents de mer » (voir par exemple Scanlon et Lee, 2004). Pourtant, une étude phylogénétique n'incluant pas ce genre, ou au contraire n'incluant que ce genre comme unique représentant des « serpents marins », ne pourrait pas identifier cette paraphylie.

Pour terminer cette partie, signalons une propriété pour le moins intéressante de l'évolution. Si la distinction entre monophylie d'un côté, paraphylie et polyphylie de l'autre, est à ce point importante, c'est en grande partie parce que la taxonomie réfute ces dernières.

L'exemple des reptiles est en ce sens particulièrement probant, puisque les reptiles ont été redéfinis pour inclure les oiseaux (et exclure les reptiles synapsides) afin d'obtenir un ensemble monophylétique.

Et pourtant, cette dénomination n'est pas « naturelle » dans le sens ou la polyphylie est un processus normal de l'évolution. Comme il a déjà été dit, les dinosaures sont les plus proches parents des oiseaux (*Aves*). Ce terme de dinosaure est à prendre dans son sens taxonomique, c'est-à-dire à l'exclusion, notamment, des « dinosaures » volants que sont les ptérosaures, et des « dinosaures » marins que sont les ichtyosaures, les élasmosaures, les plésiosaures, les mosasaures, etc., appelés improprement dinosaures dans le langage courant.

La figure 4 illustre comment s'est faite la spéciation des différentes lignées de dinosaures (ou du moins, comme on pense qu'elle s'est faite. Se reporter à [B] pour plus de détails). Les dinosaures étaient primitivement herbivores, comme l'étaient les énormes *Stegausaurus* et *Ankylosaurus*. Une deuxième lignée de dinosaure s'est ensuite détachée de la première caractérisée par leurs longs cou et leur taille plus imposante encore (la lignée des *Sauropodomorpha* compte en effet les plus gros animaux qui ont jamais foulé le sol terrestre). La lignée des théropodes s'est spécialisée notamment dans les formes carnivores telles que le *Tyranosaurus* ou le *Spinosaurus*, de loin le plus grand carnivore qui ait jamais existé. D'autres formes ont également évolué, comme des petits herbivores rapides (*Compsognathus*) ou des « voleurs d'œufs » (traduction littérale d'*Oviraptor*).

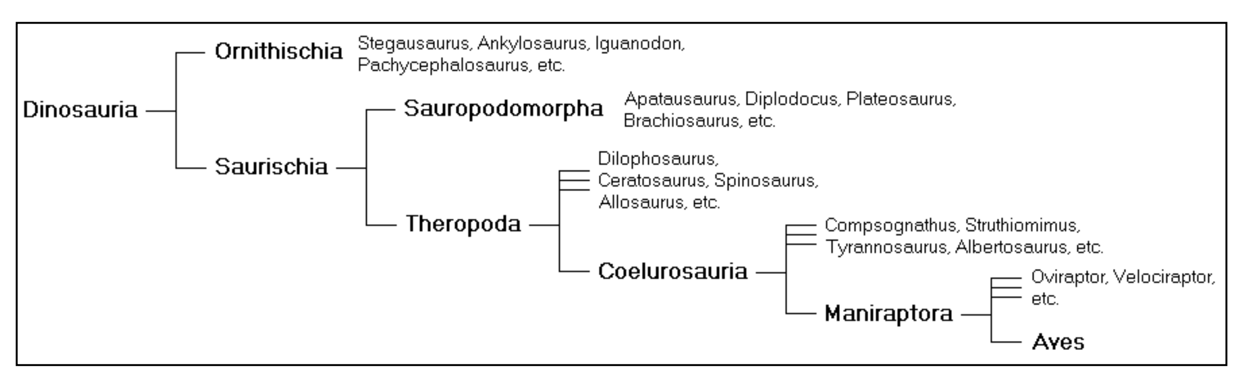


Figure 4. Phylogénie des *Dinosauria* illustrant la polyphylie de spéciation. D'après [B].

A ce stade, la monophylie des dinosaures ne fait aucun doute. Et un jour (ou disons plutôt, et « un million d'années »…) une lignée s'est détachée, proche des *Velociraptor* récemment rendus célèbres par le grand écran, pour former la lignée des oiseaux. Deux choix sont alors possibles : si on reconnaît les oiseaux comme une lignée à part, les dinosaures deviennent polyphylétiques, et les taxonomistes, par soucis de ne désigner que des groupes monophylétiques, doivent renommer tous les groupes plus basaux que les oiseaux. L'autre possibilité est de reconnaître le groupe qui vient de se séparer comme appartenant à la lignée dont il vient de se détacher. C'est ce dernier choix qui a été adopté pour le groupe des oiseaux qui sont donc, officiellement, des dinosaures.

Ce problème de polyphylie de spéciation, retrouvé dans l'exemple précédent à l'échelle de tout un groupe animal, se retrouve à ces échelles beaucoup plus limitées. Par exemple, deux genres de couleuvre, tels qu'ils sont actuellement définis, sont ainsi inclus l'un dans l'autre, le genre *Eirenis* appartenant au genre *Hierophis* (figure 5a). Toute la question est de savoir si ce dernier genre est paraphylétique, ce qui reviendrait à inclure le taxon *Eirenis* dans le genre *Hierophis* (*Eirenis* devenant ainsi un sous-genre de ce dernier, noté entre

parenthèses ; figure 5b) ou bien s'il est polyphylétique. Ce dernier cas, un peu plus compliqué, consisterait à restreindre le genre *Hierophis* aux deux espèces *gemonensis* et *viridiflavus*, d'inclure l'espèce *spinalis* dans le genre *Eirenis*, et de créer un nouveau genre pour les espèces *jugularis, caspius* et *schmidti* (figure 5c). Ces changements se font selon un certain nombre de règles, vues dans une prochaine partie.

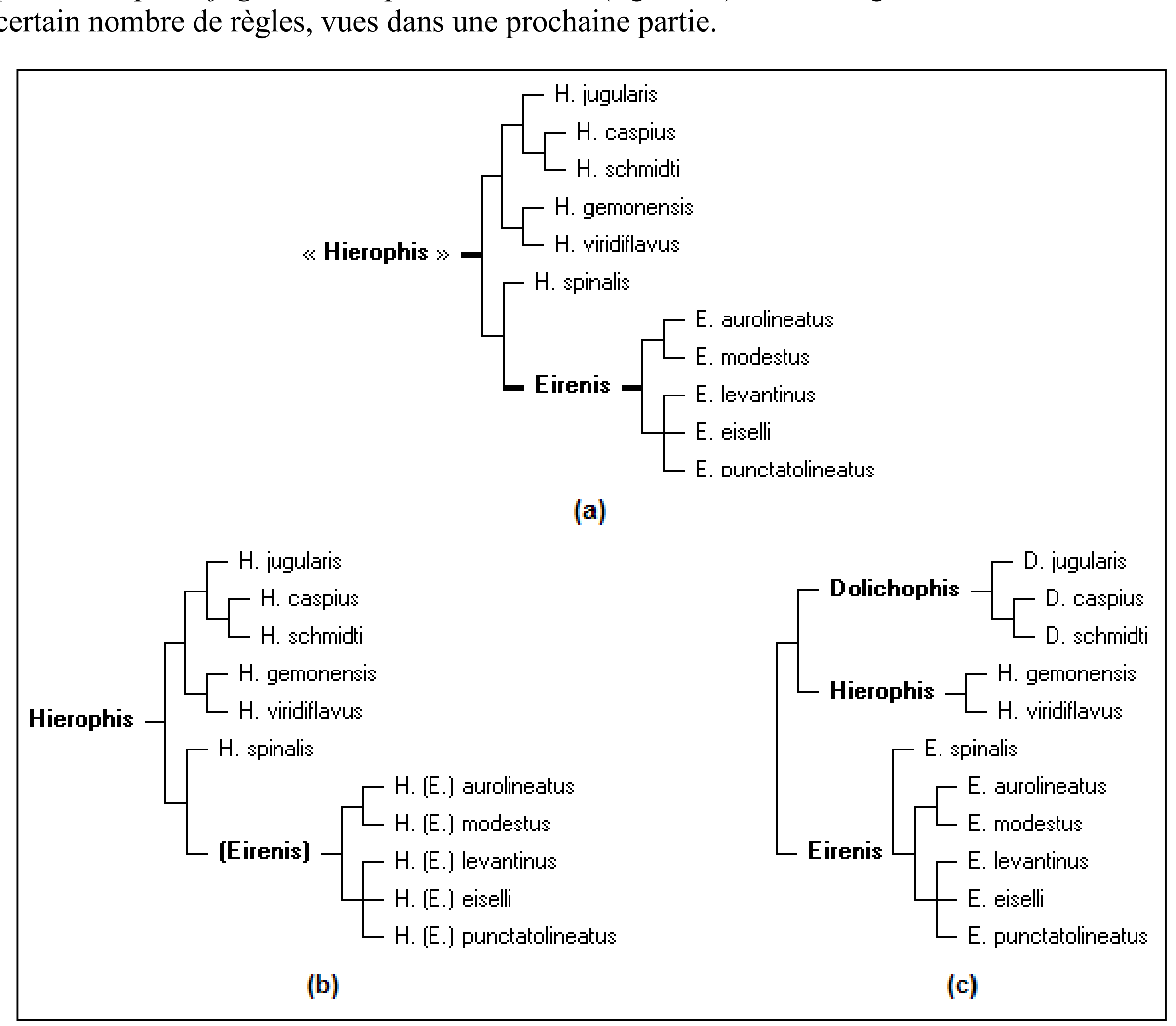


Figure 5. Polyphylie de spéciation appliquée à deux genres de couleuvres. (a) Phylogénie des genres *Hierophis* et *Eirenis* tels qu'actuellement définis ; le genre *Eirenis*, monophylétique, est inclus au sein du genre *Hierophis* comme frère de l'espèce *H. spinalis*. Si le genre *Hierophis* est considéré comme paraphylétique (b), les espèces actuellement incluses dans le genre Eirenis seront transférées vers ce genre *Hierophis* ; si au contraire il est jugé polyphylétique (c), le genre *Hierophis* sera restreint à deux espèces, obligeant l'intégration des trois autres dans un nouveau genre (propositions taxonomiques faites d'après Nagy *et al*., 2004 ; *vide infra*).

I-1-4 – Buts de la phylogénie

Il y a encore moins de 20 ans, la phylogénie était presque complètement absente de revues telles que *Evolution* ou d'autres revues traitant de ce sujet. Aujourd'hui, le sujet est omniprésent dans les revues biologiques, spécialisées ou non. Certains se demandent même si on n'en fait pas un peu trop avec la phylogénie… D'autant plus que la phylogénie ne concerne plus seulement les taxons, mais aussi les gènes au sein du génome d'un individu ou d'une population (Futuyma, 2004).

Il a déjà été question plusieurs fois de la nécessité de définir des groupes monophylétiques. Pourquoi la paraphylie et la polyphylie sont-elles à ce point proscrites ? La

réponse à cette question se trouve dans le but premier de la phylogénie, qui est d'apporter un support à la taxonomie.

Depuis toujours, les hommes ont classé les animaux dans diverses catégories, aujourd'hui appelées taxons, donnant ainsi naissance à la taxonomie. Intuitivement, les groupes qui ont été retenus étaient formés d'individus partageant une origine commune, et ce, même avant la « découverte » de la théorie de l'évolution. A-t-on jamais entendu parler par exemple, même avant Darwin, des « *Volans* » regroupant les oiseaux (à l'exclusion quand même de l'autruche, des manchots ou du kiwi qui ne volent pas), les insectes volants, la chauve-souris et pourquoi pas l'Exocet (plus connu sous le nom de « poisson volant »), ou des « *Elongata* » rassemblant les serpents, les anguilles et les vers…

Intuitivement, donc, la taxonomie suppose de rassembler sous un même nom les individus d'une catégorie réelle, d'un point de vue évolutif. Ce qui revient à dire que la taxonomie se nourrit de la monophylie. Le but ultime de la phylogénie systématique est en effet de construire l'arbre du vivant, celui qui permettra à l'homme d'enfin comprendre comment toutes les espèces actuelles et fossiles sont apparues, les unes après les autres, à partir de la toute première cellule. Cette compréhension ne peut évidemment se faire que si les taxons que l'on nomme – dans l'idéal en attribuant un nom de taxon à chacun des nœuds de cet arbre – correspondent à des groupes évolutifs (Bielawski, 2002). Citons à ce sujet un projet en cours sur Internet, rassemblant actuellement plus de 500 scientifiques, dont le but est de construire cet arbre du vivant (incluant également les groupes éteints). Celui-ci n'en est encore qu'à ses débuts, et beaucoup de groupes du vivant y sont encore lacunaires ; en particulier, aucune information concernant les serpents n'y a été portée ([B]).

Sur un plan plus théorique, la phylogénie a toujours été la base, au moins implicite, de la compréhension de l'apparition des nouveaux caractères (ailes des oiseaux, acquisition de la bipédie…). La phylogénie nous permet notamment de comprendre comment des systèmes écologiques spécialisés sont apparus de systèmes plus généralistes, un des meilleurs exemples en étant la spécialisation parfois extrême des insectes pollinisateurs pour une unique population de fleurs (Voris *et al*., 2002). Cet élément renvoie à la notion de compétition entre espèces. Une écologie spécialisée, c'est-à-dire l'occupation d'une niche écologique réduite, bien qu'elle représente un danger en cas de changement majeur du milieu (par exemple, disparition de la seule famille de fleurs dont se nourrit l'insecte), représente un avantage en terme de compétitivité, tous ces insectes n'entrant pas en conflit pour la nourriture. Ainsi, la phylogénie explique du même coup pourquoi on peut assister à des bonds évolutifs lors de libération d'une niche écologique (Voris *et al*., 2002), comme se fut notamment le cas lors de la disparition des dinosaures (non-oiseaux…) : là où les dinosaures régnaient sans partage, les mammifères ont su se rendre maîtres de la terre ferme, laissant la place aux oiseaux pour dominer les cieux.

Ce n'est toutefois là qu'une des très nombreuses utilisations possibles de la phylogénie. D'autres applications, dans des domaines aussi variés que la biologie comparative, la biogéographie, la médecine, la parasitologie, l'épidémiologie, l'agriculture, la lutte contre les nuisibles, l'utilisation optimale des terres, la conservation des espèces ou d'autres applications économiques sont variablement détaillés dans divers ouvrages (voir par exemple Bielawski, 2002, ou Yates *et al*., 2004).

Le propos n'est pas ici de revenir sur toutes les applications possibles de la phylogénie. Je voudrais toutefois en citer une supplémentaire. Il n'a pour l'instant été

question que de la phylogénie des espèces ou des taxons. Mais il est également possible de s'intéresser à la phylogénie des protéines, qui font le lien entre l'évolution génétique et l'évolution phénotypique. D'où le propos de s'intéresser à la phylogénie des toxines contenues dans les venins de serpents, avec, comme idée sous-jacente, la question de savoir si elle suit ou non la phylogénie des espèces de serpents.

Cette question n'est pas une simple histoire de curiosité scientifique. Car si cette hypothèse s'avère fondée, elle aura au moins deux conséquences pratiques. La première sera d'apporter un outil supplémentaire à la phylogénie des espèces venimeuses. La seconde sera d'ordre médical. Dans certains pays, les envenimations ophidiennes posent un sérieux problème de santé publique. Le meilleur moyen actuellement à notre disposition, pour ne pas dire le seul réellement efficace, reste l'emploi de sérums anti-venimeux. Le parallèle entre les phylums de serpents et leurs venins, s'il est établi, pourrait constituer un outil plus qu'appréciable dans la prévision de l'efficacité de ces sérums anti-venimeux pour des espèces proches du point de vue phylogénétique (figure 6 ; voir également Cracraft *et al.*, 2006). Par ailleurs, l'étude des venins est en plein développement : toute étude toxinologique construite à partir d'un arbre phylogénétique incorrect peut conduire à des erreurs d'interprétation ou des résultats ininterprétables.

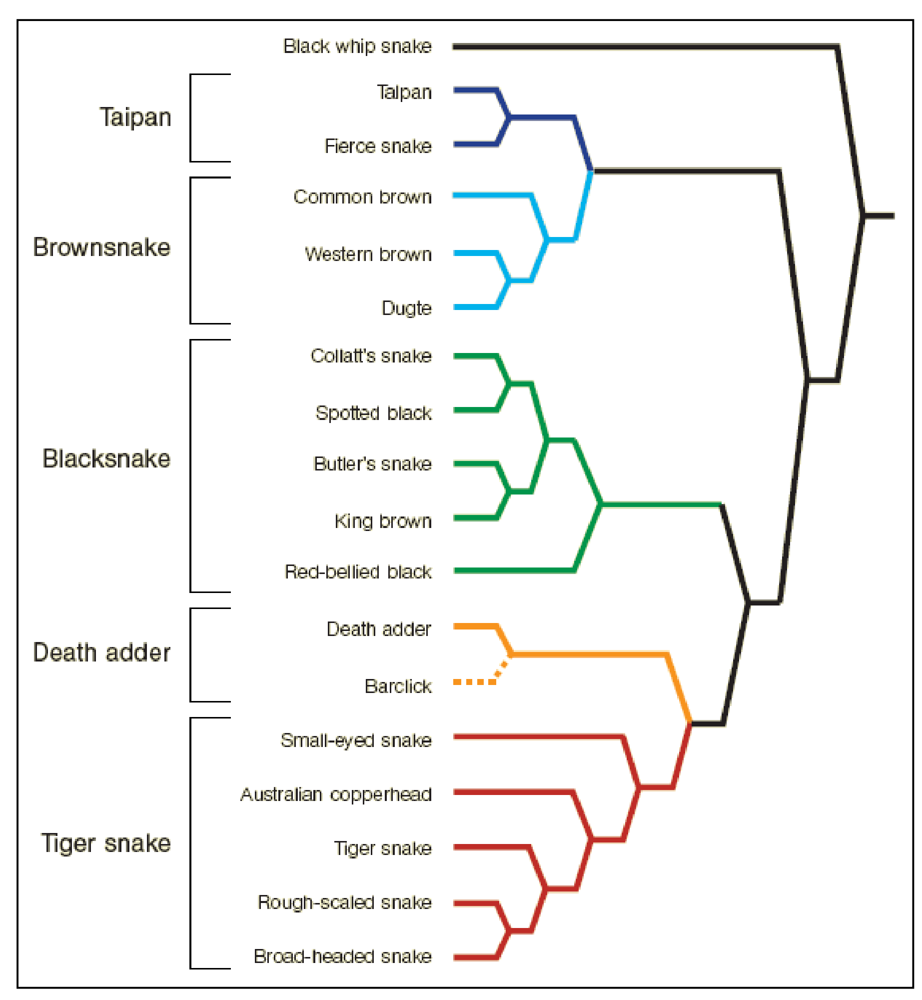


Figure 6. Application de la phylogénie des serpents dans l'utilisation de sérums anti-venimeux. Les exemples pris ici concernent les envenimations ophidiennes en Australie. Adapté d'après Cracraft *et al.*, 2006.

I-2 – Phylogénie et taxonomie

La phylogénie a donc comme but premier de définir les taxons, laissant ensuite à la taxonomie le soin de les nommer. Cette taxonomie ne se fait pas au hasard et, comme cette thèse sera l'objet de multiples changements taxonomiques, il convient de décrire les règles principales qui régissent la taxonomie.

I-2-1 – Les différents rangs taxonomiques

La partie I-1 a été l'occasion de définir les phylums et d'insister sur la notion sous-jacente de monophylie. Il est apparu à plusieurs reprises que le terme de phylum, comme celui de taxon, ne présageait rien de la contenance du groupe concerné : l'ensemble des animaux constitue un phylum, un couple marié et leurs enfants en constituent un autre…

Les taxons ont par convention été arrangés, terme à prendre au sens le plus littéral, c'est-à-dire qu'on leur a attribué un **rang taxonomique**. Du plus large au plus spécifique, les différents rangs principaux sont le règne, l'embranchement ou la division, la classe, l'ordre, la famille, la tribu, le genre et l'espèce. Prenons l'exemple de la vipère aspic, de son nom latin *Vipera aspis*, relativement courante dans nos régions. Ce serpent appartient au règne animal (*Animalia*), à l'embranchement des chordés (*Chordata*), à la classe des reptiles (*Reptilia*), à l'ordre des squamates (*Squamata*), à la famille des vipéridés (*Viperidae*), au genre *Vipera*, et à l'espèce *Vipera aspis*.

Cette division primaire peut subir des divisions secondaires. Pour ce qui nous intéresse, la vipère aspic est un serpent (*Serpentes*), phylum dont le rang taxonomique est celui de sous-ordre. De même, elle appartient à la superfamille des colubroides (*Colubroidea*) ou des caenophidiens (*Caenophidia* ; discussion sur cette synonymie à suivre) et à la sous-famille des vipérinés (*Viperinae*).

En réalité, son lignage complet est encore bien plus long : organisme cellulaire, *Eukaryota*, groupe *Fungi/Metazoa*, *Metazoa*, *Eumetazoa*, *Bilateria*, *Coelomata*, *Deuterostomia*, *Chordata*, *Craniata*, *Vertebrata*, *Gnathostomata*, *Teleostomi*, *Euteleostomi*, *Sarcopterygii*, *Tetrapoda*, *Amniota*, *Sauropsida*, *Sauria*, *Lepidosauria*, *Squamata*, *Scleroglossa*, *Serpentes*, *Colubroidea*, *Viperidae*, *Viperinae*, *Vipera aspis* (lignage obtenu par [E]).

La longueur de ce lignage est une des conséquences de la prétention de la phylogénie à vouloir dresser l'arbre de la vie : dans l'idéal, cet arbre ne devra regrouper que des phylums monophylétiques, identifiables à chaque fois par une suite de caractères uniques, chacun des nœuds de cet arbre recevant un nom.

Tous les phylums ainsi nommés n'ont pas un rang bien défini. De plus, il faut bien voir que ces taxons ont une délimitation arbitraire. Un aperçu en a déjà été donné sur la phylogénie des genres *Hierophis* et *Eirenis*, qui peuvent être modelé « à volonté » (partie I-1-3 et figure 5). Dans un autre exemple, la superfamille des *Caenophidia* (=*Colubroidea*) contient 5 familles, l'une d'elle – la famille des *Acrochordidae* – étant largement reconnue comme basale des autres ([D]). Un grand nombre de publications considère cette famille comme une superfamille à part – la superfamille des *Acrochordoidea* – distincte de la

superfamille des *Colubroidea*, élevant ainsi le groupe des *Caenophidia* au rang d'infra-ordre (voir par exemple Ineich, 1995). Sur le strict plan taxonomique, la différenciation du genre *Acrochordus* de tous les autres *Caenophidia* est ainsi perdue dans la première solution, mais la phylogénie reste inchangée (figure 7).

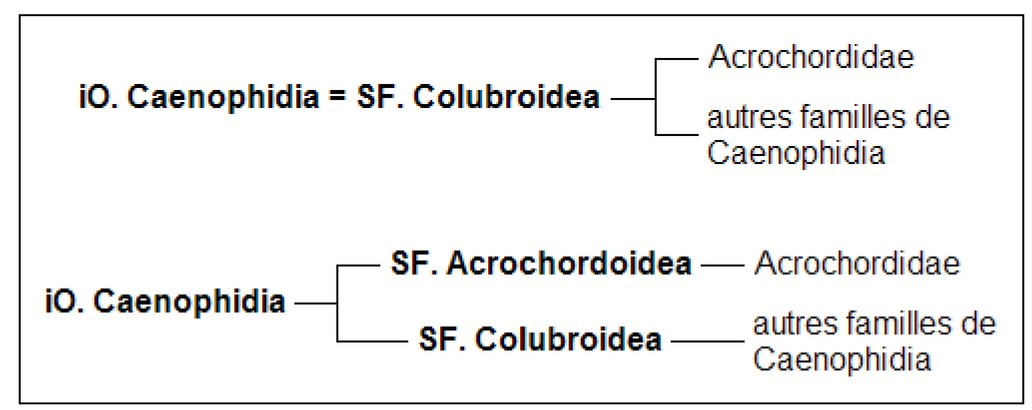


Figure 7. Illustration de la plasticité des taxons.

En réalité, les seules règles imposées par la phylogénie sur la taxonomie sont la monophylie des taxons et la possibilité de les différencier des autres. Dans l'exemple de la figure 7, la monophylie des *Colubroidea* et des *Caenophidia* n'est pas moins supportée dans un cas que dans l'autre et, si les *Caenophidia* peuvent se diagnoser par une succession de caractères qui leur sont propres, c'est également le cas des deux super-familles.

I-2-2 – Le concept d'espèce

La désignation des taxons souffre donc d'une certaine plasticité. Il est toutefois un rang taxonomique désigné sur des critères beaucoup plus objectifs, et qui se veut ne désigner qu'un groupe particulier d'organismes : il s'agit de l'espèce.

L'espèce constitue la base de la nomenclature. Incluse dans la dénomination binominale, elle représente, en théorie, le plus petit groupe d'individus n'ayant pas encore divergé entre eux de manière irréversible. De plus en plus de phylogénéticiens, taxonomistes et systématiciens, réfutent la dénomination trinominale, ajoutant après le nom d'espèce celui de sous-espèce. En effet, d'après la définition de l'espèce, si les sous-espèces ont divergé de façon conséquente, elles doivent être considérées comme espèces à part entière ; si au contraire elles n'ont que peu divergé et que le retour en arrière est toujours possible, il n'y a pas de raison de diviser l'espèce en sous-groupes (un mélange de ces populations s'accompagnerait alors d'une paraphylie de ces sous-espèces). Cette thèse va dans le sens de cette tendance.

La définition de l'espèce a été revue notamment par Frost et Hillis (1990). Ceux-ci s'appuient sur la notion, au moins intuitive, de faire correspondre taxonomie et réalité évolutive. Trois définitions principales de l'espèce sont ainsi données.

I-2-2-1 – Le concept d'« espèce biologique »

La première définition de l'espèce, que l'on pourrait qualifier d'« espèce biologique », désigne les espèces comme « des groupes de populations interféconds naturellement et isolés sur le plan reproductif des autres groupes comparables » (Frost et Hillis, 1990).

Cette définition est particulièrement applicable dans un concept de **sympatrie** : ce concept désigne deux populations partageant, au moins en partie, leurs aires de répartition respectives. Le fait de ne trouver aucune preuve d'interfécondité entre ces deux populations (par exemple, par la présence de spécimens présentant un phénotype intermédiaire entre les deux populations) est donc un argument majeur pour leur distinction en espèces distinctes (Frost et Hillis, 1990).

Mais le corollaire de cette définition est que deux populations **allopatriques** (c'est-à-dire dont les aires de répartition ne se recoupent jamais) ne peuvent pas être jugées sur ce concept. Des populations éloignées sont, de fait, considérées comme conspécifiques si elles sont jugées interfécondes. En pratique, ceci est difficile à prouver, et on est souvent obligé de s'en remettre à des critères généraux d'identité, sur le principe que deux populations partageant une écologie, une taille et une morphologie communes ont plus de chances de pouvoir interagir que des populations qui ont divergé (Frost et Hillis, 1990).

De plus, la notion d'espèce biologique ne présage rien de la monophylie du groupe ainsi créé sous le rang d'espèce, certaines espèces polytypiques étant rendues « biologiques ». Car si, intuitivement, on peut penser que la possibilité pour deux populations d'engendrer une descendance fertile est un signe de proximité évolutive, cette croyance n'a pas été confirmée. Ainsi, il a été montré dans un certain groupe de grenouilles (complexe *Rana pipiens*) que certaines des espèces les plus distantes présentaient un fort taux de compatibilité des gamètes (un pré-requis pour la reproduction), alors que les gamètes de certaines paires d'espèces sœurs sont incompatibles (Frost et Hillis, 1990).

I-2-2-2 – Le concept d'« espèce évolutive »

Le concept biologique de l'espèce souffre donc certaines insuffisantes, et s'accompagne de toutes les façons d'un concept évolutif de l'espèce. En effet, il est communément reconnu que l'espèce est un rang taxonomique particulier qui doit refléter une réalité évolutive (c'est-à-dire que les espèces doivent être monophylétiques, plus encore que les autres taxons), et qu'elle doit avoir une réalité objective (à l'inverse des genres, des familles, etc., qui sont des classes que l'on peut définir arbitrairement sans en perturber la monophylie, cf. figure 7). En somme, l'espèce est le taxon de référence de la taxonomie, en témoigne la nature même de la nomenclature binominale.

Ainsi, d'abord définie comme « une lignée (une séquence de populations ancêtre-descendants) évoluant séparément des autres avec ses propres rôle et tendances unitaires », le concept évolutif de l'espèce a ensuite été modifié en « une lignée de populations ancêtre-descendants qui maintient son identité vis à vis des autres lignées comparables, et qui a ses propres tendances évolutives et son propre destin historique » (Frost et Hillis, 1990). Toutes ressemblantes que puissent être ces deux définitions, elles cachent en fait une profonde différence idéologique : la première n'excluait pas la reconnaissance d'espèces polyphylétiques, ce que proscrivait la seconde (Frost et Hillis, 1990).

Ainsi définie et corrigée, l'espèce devient la plus grande lignée située sur une unique trajectoire phylogénétique, ou, dit autrement, les rangs taxonomiques supérieurs sont juste le produit historique de la spéciation. Deux sous-espèces d'une même espèce peuvent aborder un début de divergence, mais peuvent également se mélanger, et ainsi faire évoluer l'ensemble auquel elles appartiennent – l'espèce – selon une même voie évolutive (Frost et Hillis, 1990).

C'est sur cet argument que de plus en plus de sous-espèces sont « synonymées » à l'espèce (c'est-à-dire que l'espèce considérée n'est plus composée d'aucune sous-espèce) ou au contraire élevées au rang d'espèces indépendantes. Par exemple, cinq différentes sous-espèces étaient reconnues au complexe *Elaphe guttata* en Amérique du Nord : *E. g. guttata, E. g. emoryi, E. g. intermontanus, E. g. meahllmorum* et *E. g. rosacea*. Burbrink (2002), sur des preuves qu'il n'est pas nécessaire de détailler ici, a suggéré d'élever les sous-espèces *guttata* et *emoryi* au rang d'espèce (devenant ainsi *E. guttata* et *E. emoryi*, respectivement), « synonymant » la sous-espèce *rosacea* avec la première, et la sous-espèce *intermontanus* avec la seconde (la position de la cinquième sous-espèce est encore ambiguë, *vide infra*).

Le problème réside dans le fait que, à moins de pouvoir se projeter des millions d'années dans le futur pour constater l'état évolutif des différentes populations, il n'existe pas de technique optimale pour s'assurer qu'une espèce, définie comme telle, représente bien cette plus grande lignée communément évolutive.

I-2-2-3 – Le concept d' « espèce phylogénétique »

La troisième façon de considérer une espèce s'appuie uniquement sur des critères évolutifs, et considère comme espèce « la plus petite population détectable partageant un ensemble unique de caractères » (Frost et Hillis, 1990). Une espèce serait ainsi définie sur la seule base de ses **apomorphies** (état dérivé d'un caractère ancestral, par opposition à **plésiomorphie**, qui désigne l'état primitif dudit caractère).

D'après ce concept, une espèce a juste besoin de son « intégrité évolutive » : les caractères (morphologiques, anatomiques, génétiques, etc.), qui sont la propriété des organismes et pas celle de la lignée à laquelle ils appartiennent, ne représentent pas une définition stricte de la lignée, mais sont plutôt symptomatiques d'une évolution commune (Frost et Hillis, 1990). Ceci est la base de la cladistique, une branche particulière de la phylogénie morphologique qui vise à regrouper les taxons sur la seule base de leurs apomorphies.

Comme le concept évolutif de l'espèce, le concept phylogénétique insiste donc sur la nécessité pour la définition de l'espèce de représenter une réalité évolutive. Toutefois, la principale différence entre les deux est la limitation de l'espèce. En particulier, dans le second cas, des populations humaines isolées en Amazonie ou au Népal par exemple constitueraient une espèce à part, puisque représentant une entité géographique distinguable morphologiquement des autres. L'espèce humaine, dans cette seconde définition contiendrait en réalité un grand nombre d'espèces, espèces qui seraient en perpétuels remaniements au gré des mélanges des populations.

En guise de conclusion sur les possibles définitions de l'espèce, Frost et Hillis (1990) précisent qu'ils se rangent plus volontiers à la notion évolutive de l'espèce, qui correspond, en fin de compte, à prendre le meilleur de chacune des deux autres définitions. Une espèce serait alors le regroupement de lignées dont les composants, s'ils sont distinguables entre eux, ne sont pas sur des trajectoires évolutives définitivement divergentes (c'est-à-dire que les différentes sous-lignées que l'on peut reconnaître à cette espèce peuvent encore se reproduire et donc, échanger et mélanger leurs gènes). Ainsi définie, l'espèce est composée de populations isolées ou de groupes monophylétiques de populations qui sont soient non-résolues (non reconnaissables), soit interagissant entre elles. L'espèce n'est alors plus la plus

grande lignée évolutive, mais la plus grande entité qui a évolué et dont les parties ne sont pas sur des trajectoires évolutives différentes (Frost et Hillis, 1990).

Se faisant, Frost et Hillis (1990) étaient bien conscients que cette définition de l'espèce allait imposer un grand nombre de changements taxonomiques à ce rang de la classification, en particulier pour les espèces communément reconnues comme des complexes (c'est-à-dire des espèces aux aires de répartition très vastes et accueillant un grand nombre de sous-espèces), comme le sont par exemple *Crotalus durissus, Thamnophis sirtalis, Pituophis melanoleucus, Diadophis punctatus* ou *Elaphe guttata*. Toutefois, comme ils le précisent en introduction (Frost et Hillis, 1990), l'évolution étant, par nature, un phénomène progressif, on est obligé, en définissant les espèces, et quelle que soit la définition qu'on lui donne, d'accepter les erreurs de type I (reconnaître plus d'espèces qu'il n'en existe) et de type II (en reconnaître trop peu). Cette thèse donnera de nombreuses occasions de montrer que la limite entre les deux est parfois très faible, et que le concept d'espèce n'est pas encore définitivement établi.

I-2-3 – Règles de nomenclature

La dénomination de toutes les espèces suit un certain nombre de règles de base. Toutes ces règles sont clairement énoncées par le Code International de la Nomenclature Zoologique ([F]). Celui-ci se compose de 90 articles regroupés en 18 chapitres. Le but principal de ce Code est d'assurer une continuité et une homogénéité dans un système en perpétuel remaniement. Le non-respect de ces règles pourrait entraîner des confusions voire la non-interprétabilité de données (si par exemple, l'espèce de serpent dont une étude isole le venin était mal identifiée, les résultats de cette étude ne seraient pas utilisables par d'autres).

A titre illustratif, il est intéressant de remarquer les « erreurs » que peuvent comporter certaines publications, et le défi qu'elles représentent pour le reste de la communauté scientifique, comme souligné par exemple par Wüster *et al.* (2001a) à propos de la description de nouvelles espèces par Hoser dans des revues non spécialisées.

Appliquant des changements taxonomiques (ou plus exactement, manipulant les changements taxonomiques proposés par d'autres auteurs), cette thèse se doit de respecter ce Code. Les articles sélectionnés dans la suite de cette partie auront tous leur importance à un moment ou à un autre de cette thèse.

- *Art. 4.1*, **nomenclature uninominale** : tous les noms de taxons de rang supérieur à celui d'espèce sont composés d'un seul mot (nomenclature uninominale) commençant par une lettre capitale.
- *Art. 5*, **principes de la nomenclature binominale** :
  - *Art. 5.1*, **nomenclature d'une espèce** : le nom scientifique d'une espèce, et d'aucun autre rang, est la combinaison de deux noms (nomenclature binominale), le premier étant le nom de genre (*nomen generis*, commençant par une lettre capitale), le second celui d'espèce (*nomen triviale*, en lettres minuscules).
  - *Art. 5.2*, **nomenclature d'une sous-espèce** : le nom scientifique d'une sous-espèce est la combinaison de trois noms, le nom de la sous-espèce (écrit en minuscule) suivant le nom binominal de l'espèce à laquelle elle appartient.
- *Art. 6.1*, **nomenclature d'un sous-genre** : le nom scientifique de sous-genre, quand il est utilisé avec une nomenclature binominale ou trinominale, se place entre parenthèses entre le nom de genre et celui d'espèce (se référer par exemple à l'écriture adoptée dans la figure 5c).

- *Art. 10*, **taxons valables** :

  - *Art. 10.1*, **conditions générales** : un nom taxonomique est valable, et prend officiellement le nom et la date de l'auteur, quand il satisfait les conditions du présent article et, s'il est concerné, des articles 11 à 20. La validité d'un nom peut être jugée par la Commission si ces conditions ne sont pas respectées.
  - *Art. 10.2*, **à propos des noms infra-subspécifiques** : les noms de rang inférieur à la sous-espèce ne sont plus valables depuis 1961. Si un auteur utilise un nom précédemment publié à un rang infra-subspécifique pour décrire une sous-espèce ou une espèce, celle-ci prend le nom et la date de cet auteur.
  - *Art. 10.6*, **effet de l'invalidité sur un nom valable** : un nom valable le reste même s'il est rendu invalide (synonyme junior, homonyme junior, correction injustifiée, nom de substitution injustifié, ou suppression de nom), à moins que la Commission ne statue le contraire.

- *Art. 11*, **pré-requis (pour être valable)** : pour être valable, un nom doit remplir les conditions du présent article.

  - *Art. 11.1*, **publication** : le nom doit avoir été publié dans le respect de l'article 8, long article qui énonce en substance que cette publication doit être accessible au public, de telle façon qu'elle puisse être obtenue sous formes de copies identiques (par exemple, manuscrits interdits) ; les articles, papiers, posters, textes ou lectures issus de congrès ou de symposiums ne sont pas considérés comme ayant été publiés.
  - *Art. 12.1*, **utilisation de l'alphabet latin** : le nouveau nom ne doit être écrit que selon les 26 lettres de l'alphabet latin (incluant les lettres j, k, w et y). Tout autre cas (inclusion d'un chiffre par exemple) rend le nom non-valable.
  - *Art. 11.3*, **dérivation** : le nouveau nom doit être dérivé du latin, du grec ou de toute autre langue, incluant les langues uniquement orales ; il peut également être une combinaison aléatoire de lettre pourvu que celle-ci soit utilisable comme un mot (comme l'est le genre de mollusque *Gythemon* ; cbafdg n'est pas valable par exemple).
  - *Art. 11.5*, **validité** : le nouveau nom, au moment de sa première publication, doit désigner un taxon valide.
  - *Art. 11.6*, **publication comme synonyme** : si, au moment de sa première publication, le nom désigne un synonyme junior d'un autre, il n'est pas valable (les Art. 11.5 et 11.6 sont là pour tempérer la création de nouveaux noms : au moment de sa création, ce nom doit apporter des renseignements taxonomiques nouveaux, quitte à montrer ensuite qu'il n'est en réalité pas valide).
  - *Art. 11.7*, **noms des groupes familiaux** : le nom d'un groupe familial doit être formé sur la base d'un des genres valables appartenant à ce groupe familial (par exemple, les *Viperidae* contiennent le genre *Vipera* ; la tribu des *Thamnophini* contient le genre *Thamnophis*), conjugué au pluriel.
  - *Art. 11.8*, **noms des groupes génériques** : le nom d'un groupe générique doit correspondre à un singulier.
  - *Art. 11.9*, **noms des groupes spécifiques** : le nom d'un groupe spécifique doit respecter la grammaire latine. Il peut s'agir d'un adjectif (*Echinus esculentus*), d'un participe passé (*Seioptera vibrans*) ou d'un nom (*Struthio camelus*) utilisés au nominatif singulier ; un nom au génitif ; ou un adjectif utilisé comme substantif du nom de l'organisme auquel cette espèce est associée (mais ce cas ne concerne pas les serpents, le parasitisme n'existant pas dans ce groupe). Le nom d'espèce doit être associé sans ambiguïté à un nom de genre (celui-ci n'a pas besoin d'être valable ni valide pour que le nom d'espèce le soit).

- *Art. 13*, **noms créés après 1930** : pour être valable, tout nom (créé après 1930) doit être accompagné d'une description ou d'une définition qui permette de différencier ce taxon, ou être accompagné d'une référence bibliographique qui établie cette distinction. Les noms de genres doivent être accompagnés de la désignation explicite d'une espèce type (cf. art. 68).
- *Art. 19*, **statut des corrections** : la correction justifiée d'un nom valable remplace le nom précédent, mais garde l'auteur et la date du nom initial.
- *Art. 23,* **principe de priorité** : le nom valide d'un taxon est le plus vieux nom valable qui lui a été appliqué, à moins que ce nom n'ait été invalidé ou qu'un autre nom lui ait été préféré par la Commission.
Cet article est un des plus importants pour ce qui concerne cette thèse. C'est par le principe de priorité que, quand un taxon regroupe sous un même nom deux taxons, ce nouveau taxon porte le nom du plus vieux des deux taxons, l'autre lui étant « synonymé » comme synonyme junior : dans l'exemple donné dans la partie I-2-2-2, *Elaphe guttata rosacea* est « synonymé » à *E. g. guttata*, et pas l'inverse, le taxon *guttata* ayant la priorité sur le taxon *rosacea*.
C'est ce même principe de priorité qui explique pourquoi, dans l'exemple de la partie I-1-3 (figure 5c), le genre *Hierophis* est restreint aux deux espèces *gemonensis* et *viridiflavus* plutôt qu'aux autres, l'espèce *viridiflavus* étant l'espèce type du genre (cf. Art. 68).
Les règles de la langue latine doivent toujours être appliquées. Ainsi, cette même espèce *Elaphe guttat**a*** (nom de genre féminin) a été déplacée vers le genre masculin *Pantherophis*, devenant ainsi l'espèce *P. guttat**us*** (Highton *et al*., [199] ; *vide infra*).
Si le nom valide pour un taxon est ensuite déclaré non valable, il est remplacé par le prochain plus vieux nom valable. Si aucun autre nom n'est valable, un nouveau nom doit lui être donné.
- *Art. 29,* ***noms des groupes familiaux*** : le nom d'un groupe familial est formé par l'ajout après le nom du genre type de ce groupe (ou du corps de ce nom) le suffixe –OIDEA pour une superfamille, -IDAE pour une famille, -INAE pour une sous-famille, -INI pour une tribu ou –INA pour une sous-tribu. Cet suffixes ne doivent pas être utilisés pour un autre rang. La nomenclature pour les autres rangs taxonomiques est libre.
- *Art. 31.1*, **groupes spécifiques nommés en l'honneur d'une personne** : si ce nom est le génitif d'un nom latin ou latinisé, le nom d'espèce est formé en accord avec la grammaire latine (par exemple Nicolaus Poda, bien que désignant un homme, donnera *podae*) ; si ce nom est le génitif directement formé à partir du nom moderne de la personne, le suffixe –I est directement ajouté après le nom complet d'un homme (le nom de l'espèce nommée en l'honneur de Nicolaus Poda deviendrait dans ce cas *podai*), le suffixe –AE après celui d'une femme, ou le suffixe –ORUM s'il désigne plusieurs personnes. D'une manière générale (Art. 31.2), un nom d'espèce formé sur la base d'un nom commun doit respecter la grammaire latine et le genre de ce nom commun.
- *Art. 64*, **choix d'un genre type** : lors de la création d'une nouveau groupe familial, l'auteur n'est pas tenu d'utiliser le plus vieux genre valable pour désigner le genre type de ce groupe. Il est cependant recommandé d'utiliser un nom bien connu et représentatif du groupe.
- *Art. 68*, **choix d'une espèce type** : lors de la création d'un nouveau groupe générique, l'ordre de priorité décroissant pour la validité de l'espèce type est la désignation originale (c'est-à-dire que l'auteur désigne explicitement telle espèce comme espèce type), la monotypie (c'est-à-dire que le genre ne contient qu'une espèce au moment de sa description – on dit qu'il est **monotypique** – l'espèce en question étant par définition considérée comme espèce type), la tautonymie absolue (c'est-à-dire que le nouveau groupe générique porte exactement le même nom qu'une des espèces qu'il définit, cette espèce étant l'espèce type de ce groupe ; ex : *Natrix natrix*, espèce type du genre *Natrix*, ou *Vipera ammodytoides ammodytoides*, sous-espèce type de *Vipera ammodytoides*) et enfin la tautonymie linnéenne

(c'est-à-dire qu'une des espèces du groupe générique a été citée comme synonyme du groupe avant 1738).
- *Art. 70*, **identification de l'espèce type** : l'espèce type doit être parfaitement identifiée. Wüster et al. (2001a) précisent notamment que, si pour des lignées très différentes, ce descriptif peut être bref, il sera au contraire beaucoup plus précis pour des espèces très voisines. Tous les caractères considérés comme standards du groupe concerné doivent être mentionnés. Dans le cadre des serpents, ceci inclus le nombre de rangées d'écailles, l'arrangement des écailles céphaliques, la morphologie des hémipénis, etc. Les variations au sein de la nouvelle espèce doivent également être décrites : variations dans le nombre d'écailles, dans la taille, différences entre les adultes et les juvéniles, dimorphisme sexuel, etc. Ceci suppose donc en général d'examiner un nombre assez grand de spécimens de la nouvelle espèce (mais ceci n'est pas toujours possible en pratique), ainsi que de ses plus proches parents.
- *Art. 73.1*, **désignation de l'holotype** : l'**holotype** désigne l'unique spécimen sur la description duquel le nouveau groupe spécifique est désigné dans la publication originale. Si le groupe spécifique est initialement décrit à partir d'un seul spécimen connu, celui-ci est holotype par monotypie (et reste holotype si d'autres spécimens sont ensuite découverts). Cet holotype doivent être parfaitement décrit lors de la désignation du nouveau groupe spécifique.
- *Art. 76*, **localité type** : la **localité type** d'un groupe spécifique est l'endroit de capture ou d'observation de l'holotype.

I-3 – Construction d'un arbre phylogénétique

La construction d'un arbre phylogénétique suppose bien évidemment de comprendre ce que l'on construit, ce qui était le sujet des deux parties précédentes. Mais rien n'est dit sur la façon dont ces arbres sont construits. La compréhension des différentes disciplines qu'utilise la phylogénie est d'autant plus essentielle que toutes ces techniques ont des limites, qu'il faudra toujours garder à l'esprit lors de la construction des arbres, et plus encore au moment de leur interprétation.

I-3-1 – Moyens et limites de la phylogénie

La phylogénie est une science complexe, qui mêle des disciplines aussi variées que l'anatomie interne et externe, la biochimie, l'immunologie, l'écologie, la biogéographie, l'archéologie ou la génétique, dans le but de percer les mystères de l'évolution des espèces animales et végétales.

Le propos n'est pas, là non plus, de toutes les détailler, ni même de toutes les passer en revue. Il est question ici de comprendre les limites de la phylogénie, et plus précisément, de ne pas considérer comme acquises les données d'un seul arbre phylogénétique, aussi rigoureux soit-il. Seuls les deux principaux outils actuellement utilisés par la phylogénie seront détaillés. Les autres outils – phylogéographie, écologie, immunologie, etc. – seront évoqués au fur et à mesure des besoins lors de la construction de l'arbre phylogénétique.

I-3-1-1 – Phylogénie morphologique

Le moyen historique de la phylogénie – celui qui lui a donné naissance par le fait de la théorie de l'évolution – est l'archéologie. C'est en effet l'étude des fossiles, ou plus particulièrement leur comparaison avec les squelettes d'espèces actuelles, qui a jeté les bases de la théorie de l'évolution de Darwin ([C] rubrique Darwin). D'une manière beaucoup plus générale, la comparaison morphologique des espèces est la toute première arme de la phylogénie. C'est grâce à elle que la classe (taxonomique) des oiseaux a été initialement créée, afin de rassembler les animaux équipés d'ailes couvertes de plumes et pondant des œufs. C'est cette même comparaison de la morphologie des espèces qui a fait que le groupe « *Volans* » n'a jamais été créé, les insectes volants partageant beaucoup plus de différences avec les oiseaux qu'ils n'ont en commun la possession d'ailes.

Cette image nous renvoie aux limites de la comparaison des caractères morphologiques (ou caractères phénotypiques). Dans le cas des insectes et des oiseaux, il est bien évident que la conquête des airs s'est faite au cours de deux évènements indépendants. Dit autrement, il n'y a aucun lien évolutif entre la conquête de l'air par certains insectes, et l'acquisition du vol chez les oiseaux.

Tous les exemples illustrant les limites de la phylogénie morphologique ne sont toutefois pas aussi triviaux. Dans le cas des serpents marins évoqué en partie I-1-3, la conquête du milieu marin – ou plus exactement, le retour vers le milieu marin – a été fait indépendamment chez le genre *Laticauda* et chez les vrais serpents de mer. Mais il faut réaliser une analyse fine de l'organisation de la queue, par exemple, pour révéler que la

« nageoire » de ces deux groupes de serpents aquatiques n’est pas construite sur le même schéma (Rasmussen, 1997 ; *vide infra*).

Tout le problème de la phylogénie morphologique réside donc dans le fait de différencier deux caractères **homologues**, qui sont le fait d’une évolution commune – par exemple, les ailes des oiseaux volants et les « nageoires » des manchots présentent un grand nombre de caractères homologues – et deux caractères **analogues**, qui ne sont le fait que d’une **convergence adaptative**, résultats de deux événements indépendants (Bielawski, 2002).

La figure 8 est une illustration de la différence entre des caractères homologues résultats d’un unique événement évolutif comme par exemple le caractère « encadré » des espèces 1 et 2, et des caractères analogues résultants de convergence adaptative : le caractère « encadré » des espèces 1 et 4 résulte de deux événement indépendants, respectivement notés e_1 et e_2.

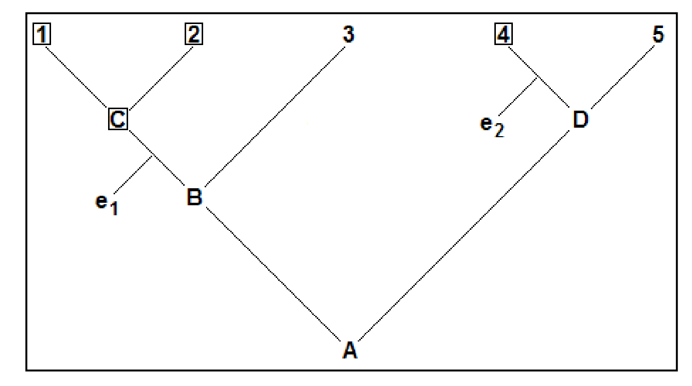


Figure 8. Caractères homologues *versus* analogues.

Ainsi considérées, les ailes des oiseaux sont analogues (convergentes) aux ailes des chauve-souris en tant qu’ailes, c’est-à-dire que l’apparition des ailes s’est faite deux fois indépendamment chez les oiseaux et les chiroptères, mais leurs sont homologues en tant que membres antérieurs : de nombreux caractères osseux unissent ces deux types d’ailes comme des structures typiques des tétrapodes.

Tous les caractères n’ont pas le même « poids phylogénétique », c’est-à-dire qu’ils ne répondent pas tous également à la pression évolutive. Certains caractères sont très variables – ils sont dits hautement polymorphiques – au sein d’un taxon, et constituent donc un mauvais marqueur phylogénétique au sein de ce taxon. C’est par exemple le cas de la couleur verte des serpents arboricoles, marqueur qui a été utilisé par exemple pour la phylogénie du groupe *Bothrops atrox* (*Crotalinae*), où il a très clairement été montré que la coloration n’avait aucun poids phylogénétique (voir par exemple *Wüster et al.*, 1997b).

Ainsi, les caractères les plus intéressants dans ces études morphologiques doivent être peu modifiés. D’une manière générale, il semble plus prudent de n’utiliser que des critères morphologiques n’ayant aucun lien avec le milieu extérieur, et donc, potentiellement moins soumis à la pression évolutive et sujets à des convergences adaptatives. Ainsi, la conformation des hémipénis, qui a de nombreuses fois prouvé son intérêt systématique (voir notamment Zaher, 1999), n’intervient que très peu dans le processus de sélection naturelle : il n’est pas plus « avantageux » d’avoir un hémipénis avec des petites épines isolées plutôt que des rangées d’épines reliées entre elles, par exemple. C’est également le cas pour la division et la répartition des écailles, ou pour certains caractères anatomiques. La coloration est l’illustration parfaite du contraire : quel que soit le groupe de serpent arboricole considéré, il est en général plus intéressant d’arborer une couleur verte plutôt qu’une autre. C’est également le cas pour l’aplatissement latéral de la queue chez les serpents marins, résultat d’une convergence chez le genre *Laticauda* et chez les vrais serpents de mer.

Là résident toute la force et l'intérêt des **synapomorphies** : un caractère est dit synapomorphique vis à vis d'un taxon donné quand tous les membres de ce taxon possèdent ce caractère, et quand ce caractère n'est possédé que par des membres de ce taxon. Tous les mammifères sans exception ont des glandes mammaires, et seuls les mammifères en ont. Les synapomorphies ne sont pas toujours aussi catégoriques, et on accepte certains cas isolés de réversion secondaire. A titre d'exemple, les *Caenophidia* sont définis par quatre synapomorphies : os septo-maxillaire porté par l'os frontal ; os vomer à organisation globulaire, et percé de plusieurs foramen pour le passage des nerfs ; partie antérieure du muscle inter-mandibulaire antérieur s'insérant sur le ligament inter-mandibulaire ; et hémipénis pourvu d'épines petites à moyennes (caractère également trouvé chez quelques *Uropeltinae*). Par ailleurs, aucun *Caenophidia* n'a de vestige de bassin (mais ce caractère est également présent chez les *Uropeltinae*, chez *Xenopeltis* et chez les *Bolyeridae*, occasionnellement chez les *Typhlopidae* et les *Anomalepididae*) (Zaher, 1999).

Il est bien évident que ces caractères synapomorphiques sont largement utilisés par la phylogénie morphologique, et que leur poids est majeur. Nous verrons toutefois plusieurs exemples de classification basée sur des critères morphologiques *a priori* forts, et qui ont pendant très longtemps entaché d'erreurs la classification des serpents.

I-3-1-2 – Phylogénie génétique

La génétique est la seconde grande arme de la phylogénie. La possibilité de séquencer rapidement des gènes (de taille modérée) a largement contribué à l'explosion de cette méthode, devenue largement prépondérante dans la littérature phylogénétique actuelle.

Comme pour les caractères morphologiques, tous les gènes ne sont pas également utiles à la phylogénie et, comme précédemment, les gènes évoluant peu auront un poids supérieurs à ceux qui évoluent rapidement. Ainsi, un très grand nombre d'études phylogénétiques génétiques utilise les gènes codant pour les ARN ribosomiaux 12S et 16S et/ou ceux codant pour le cytochrome b. Les premiers jouent un rôle essentiel dans la synthèse des protéines, alors que le second est fondamental pour la respiration cellulaire. Tous deux sont d'une importance capitale pour la cellule, quelle que soit la fonction de celle-ci, et quel que soit l'organisme auquel elle appartient (serpent, invertébré, plante…), ce qui explique leur extrême stabilité au cours de l'évolution et, par conséquent, l'intérêt particulier que leur portent les généticiens systématiciens.

La génétique a littéralement révolutionné la phylogénie. Le plus vieil emploi de la phylogénie des gènes a été pour l'étude de la phylogénie des organismes. Cette utilisation reposait sur le principe, intuitif, que les arbres génétiques sont isomorphiques aux arbres spécifiques. Autrement dit, qu'on pouvait passer de l'un à l'autre en échangeant le nom des séquences génétiques avec le nom de l'espèce de laquelle la séquence a été prélevée (Page et Charleston, 1997).

Toutefois, là encore, il ne faut pas prendre ses résultats pour argent comptant. En particulier, il faut bien faire la différence entre un arbre phylogénétique des espèces ou des populations – que nous appellerons un **arbre spécifique** – et un arbre strictement génétique. Le premier fait référence à l'arbre d'un groupe de taxons, et reflète un chemin évolutif entre ces taxons ; le second est l'arbre d'un groupe de gène homologues ou hétérologues, échantillonnés à partir de différentes espèces (Page et Charleston, 1997).

Il est de nombreux exemples où l'évolution des gènes ne reflète pas l'évolution des espèces. Ceci est particulièrement vrai quand il y a un polymorphisme allélique au sein des espèces – c'est-à-dire qu'un gène existe sous de nombreuses formes appelées allèles – un arbre construit sur les séquences ADN pour un gène donné pouvant alors être très différent de l'arbre des espèces, et ce d'autant plus que les espèces ont divergé rapidement (Pamilo et Nei, 1988). Cette notion compliquée repose sur le fait simple suivant : la divergence des taxons ne peut se faire que par la divergence des gènes, mais ce n'est pas parce que deux individus ont des gènes différents qu'ils peuvent être considérés comme ayant divergé.

Là réside toute la différence entre mutation et substitution. Une mutation désigne un changement dans le matériel génétique. Ce changement – cet allèle – n'est initialement porté que par un unique individu dans la population, celui qui a reçu le gamète (cellule assurant le transport des gènes et la création d'un nouvel individu au cours de la reproduction) modifié. Pour que cette mutation devienne substitution, il faut qu'elle remplace l'allèle pré-existant (que l'on appelle généralement l'allèle sauvage) dans l'ensemble de la population, par le fait des générations successives. Ainsi, une substitution est une mutation fixée au sein d'une population, la distinguant définitivement d'une autre (Alvarez-Valin, 2002).

Illustrons ceci par un schéma : considérons une des classes de la figure 1 (formée des espèces 1, 2 et 3 et de leurs ancêtres), et intéressons-nous à la distribution de leurs allèles. L'arbre phylogénétique obtenu, à 3 espèces, est le plus simple qui soit. La figure 9 présente, pour cet arbre, les 3 conformations possibles d'arbres génétiques. Dans le premier cas (figure 9a), l'ancêtre commun aux trois espèces, B, ne possède que deux allèles différents : l'un sera reçu par l'espèce 3, sœur des deux autres, l'autre allèle étant l'ancêtre des allèles des espèces 1 et 2. Dans cette conformation, il y a obligatoirement correspondance entre arbre génétique et arbre spécifique.

Par contre, dans le cas où l'ancêtre commun B possède déjà les trois allèles (donc, en cas de polyallélisme important), le hasard est seul maître : si c'est l'espèce sœur des deux autres qui reçoit l'allèle frère des deux autres, il y a correspondance entre les deux arbres (figure 9b) ; sinon, l'arbre génétique n'est pas le reflet de la phylogénie des espèces. Ainsi, dans le cas de la figure 9c, l'arbre génétique pourrait s'écrire (allèle1 (allèle2, allèle3)), alors que l'arbre spécifique s'écrirait (espèce3 (espèce1, espèce2)) (Pamilo et Nei, 1988).

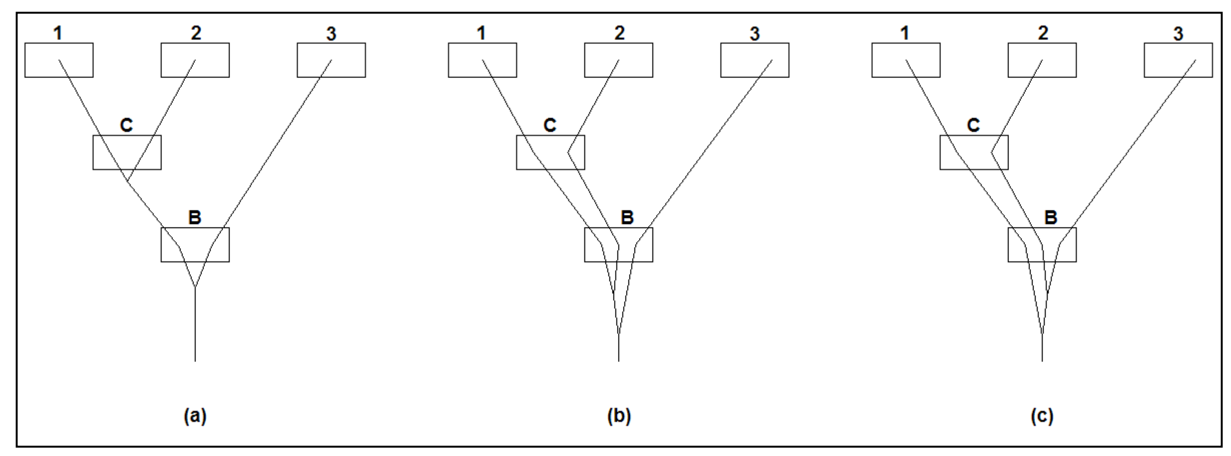


Figure 9. Arbre spécifique *versus* arbre génétique. (a) Cas où l'ancêtre commun ne possède que deux allèles. (b) et (c) Cas où l'ancêtre commun possède déjà les trois allèles. Dans le cas (c), l'arbre génétique ne correspond pas à l'arbre spécifique. D'après Pamilo et Nei (1988).

L'accumulation de mutations et la fixation de certaines d'entre elles en substitutions n'est pas le seul moyen pour les gènes de diverger, pas plus que la seule raison d'incohérence entre un arbre génétique et un arbre spécifique. Ainsi, des évènements plus subits tels que les duplications de gènes ou les transferts horizontaux (par « crossing-over » inégal) peuvent également induire le systématicien en erreur. Pour ne prendre que l'exemple de la duplication d'un gène, considérons le cas présenté dans la figure 10.

Soient 4 espèces notées de 1 à 4, possédant chacune 1 allèle d'un même gène, notés de a à d, et liés les uns aux autres par les arbres phylogénétiques spécifique (gauche) et génétique (droit) de la figure 10a. Si duplication il y a eu (notée δ dans les figures 10b et 10c), on devrait s'attendre à trouver deux exemplaires de chaque gènes dans chacune des populations, ce qui n'est pas le cas et ce qui ne peut s'expliquer que par trois évènements indépendants de perte de gène, comme représenté dans la figure 10b (Page et Charleston, 1997).

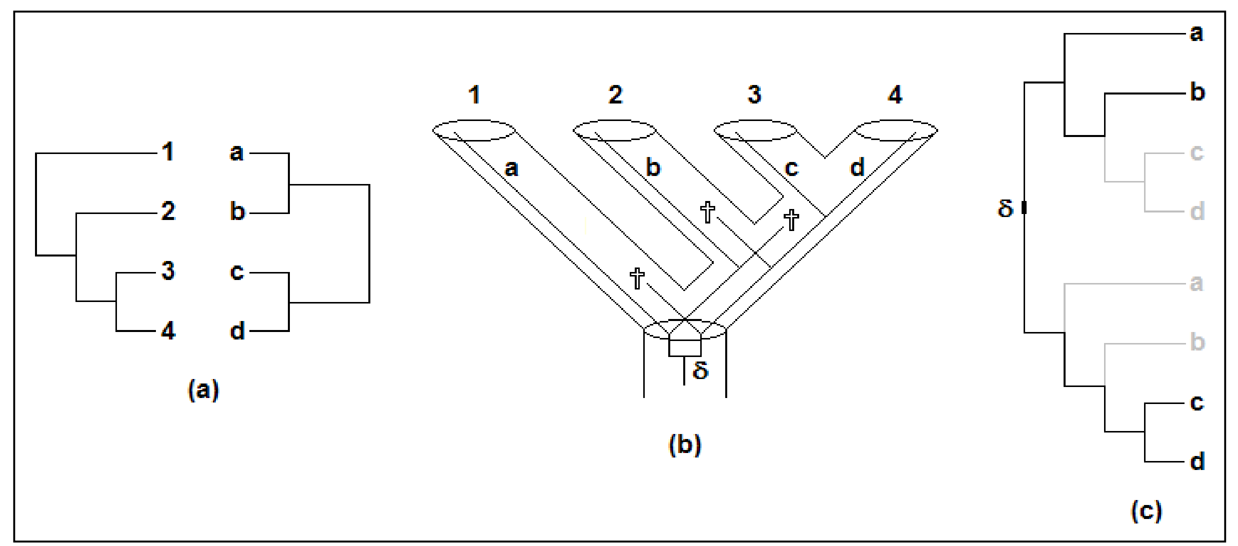


Figure 10. In**cohérence entre arbres spécifique et génétique par l'exemple d'une duplication de gène**. (a) Exemple de deux arbres spécifique (gauche) et génétique (droit) incohérent dans le cas de quatre taxons. (b) Explication de cette incohérence par un événement de duplication (δ) de gène suivi de trois évènements de perte de gène. (c) Arbres spécifique et génétique réconciliés. D'après Page et Charleston (1997).

La figure 10c montre que les deux arbres spécifique et génétique de la figure 10a ne sont pas incompatibles, par la construction d'un arbre dit réconcilié (Page et Charleston, 1997). Cet arbre correspond à l'arbre génétique de la figure 10a auquel on n'aurait pas retiré les allèles perdus (ou, dit autrement, correspondant à l'arbre génétique que l'on trouverait pour les 4 allèles considérés si l'on pouvait incorporer à l'étude phylogénétique les allèles perdus).

Suite à la duplication initiale (δ), les allèles ont divergé, mais selon une évolution parallèle à l'arbre spécifique. Ainsi, chaque moitié de l'arbre réconcilié (figure 10c) est superposable à l'arbre spécifique de la figure 10a. Pourtant, si l'on en retire les allèles perdus (en gris, figure 10c), on obtient bel et bien l'arbre génétique de la figure 10a.

En résumé, il faut bien garder à l'esprit qu'un arbre construit sur la seule base de l'étude d'un gène peut induire une erreur dite systématique, car non liée à l'expérimentateur mais à l'expérience elle-même. Le corollaire de ceci est que la phylogénie d'un phylum ne sera jamais étudiée sur la seule base de données moléculaires : pour que ce phylum soit validé, il faut qu'il ait en plus une réalité morphologique et géographique.

Il est possible de calculer la probabilité de survenue d'erreur lors de l'interprétation d'un arbre génétique. La nature de ces calculs et leur explication ont été détaillées par Pamilo et Nei (1988). Le but de cette thèse n'est bien sûr pas de faire des mathématiques appliquées de haut niveau. Toutefois, la compréhension de ces modèles nous permet de comprendre comment réduire ce risque d'erreur.

D'une façon générale, plus le nombre d'espèces incluses dans l'arbre augmente, plus les intervalles de temps entre les événements de spéciation doivent être importants pour ne pas voir la probabilité d'erreur augmenter. Autrement dit, si l'on inclus dans une étude phylogénétique un grand nombre d'espèces, dont certaines ont divergé rapidement entre elles, la probabilité de faire des erreurs systématiques augmente significativement. Le meilleur moyen de limiter ce risque d'erreur est alors de faire l'étude sur plusieurs gènes sensés avoir évolué indépendamment. De plus, la taille du gène étudié intervenant également, il convient toujours d'utiliser des gènes (ou des fragments de gènes) de la plus grande taille possible. Pour de plus amples détails sur les relations entre arbre génétique et arbre spécifique, se référer à Pamilo et Nei (1988).

I-3-2 – Construction des arbres phylogénétiques

Plusieurs méthodes permettent de construire les arbres phylogénétiques, chacune usant d'un principe différent. Ces méthodes ne donnent pas forcément le même résultat ni n'apportent les mêmes informations. L'arbre réel étant inconnu, on ne peut qu'estimer la probabilité que l'arbre construit soit le bon, ou la probabilité qu'un groupe reconnu comme monophylétique dans une étude le soit effectivement. Le principe des quatre grands modèles de construction des arbres sont ici présentés le plus succinctement possible.

I-3-2-1 – Le modèle de « maximum parsimony » (MP)

Le principe de ce modèle est très simple, et repose sur le postulat suivant : quand il existe plusieurs explications pour un phénomène donné, la plus simple a de plus grandes chances d'être la bonne (Pagel, 2002b). Autrement dit, « Si tu entends des bruits de sabots dans la cour, n'en déduis pas tout de suite qu'il s'agit d'un zèbre ».

Ce modèle de « parcimonie maximale » utilise la notion de coût d'un arbre phylogénétique. Ce coût correspond à la somme de tous les évènements génétiques qu'il faut invoquer pour pouvoir construire cet arbre. Ainsi, le coût de l'arbre génétique réconcilié de la figure 10c est de 4 puisque, pour le construire, il a fallu considérer une duplication de gène et trois évènements indépendants de perte de gène (Page et Charleston, 1997).

Prenons un autre exemple, très simple (tiré de Pagel, 2002b). Dans la figure 11 sont considérés 4 groupes animaux : les invertébrés, les poissons, les oiseaux et les mammifères. Leur monophylie est acquise, mais on cherche à savoir qu'elles sont les liens phylogénétiques entre ces groupes. Considérons à présent 3 caractères : la présence d'une colonne vertébrale (représentée par un cercle), la respiration pulmonaire (représentée par un carré) et la production de lait pour l'allaitement des jeunes (représentée par un losange).

Le premier arbre (fig. 11a) peut s'expliquer par l'apparition successive du caractère « vertébré », avec la séparation des invertébrés, du caractère « respiration pulmonaire », que ne possèdent pas les poissons, et du caractère « production de lait », synapomorphie des mammifères ; le coût de cet arbre est alors de 3.

Le second arbre (fig. 11b), en revanche, place les poissons comme classe frères des mammifères. Ceci suppose l'apparition basale conjointe de la colonne vertébrale et des poumons, mais la perte secondaire de la respiration pulmonaire par les Poissons (notée sous la forme d'un carré vide) : le coût de cet arbre est donc de 4. Le principe de parcimonie maximale énonce, en substance, que l'arbre (b) a moins de chances d'être le bon que l'arbre (a) (Pagel, 2002b).

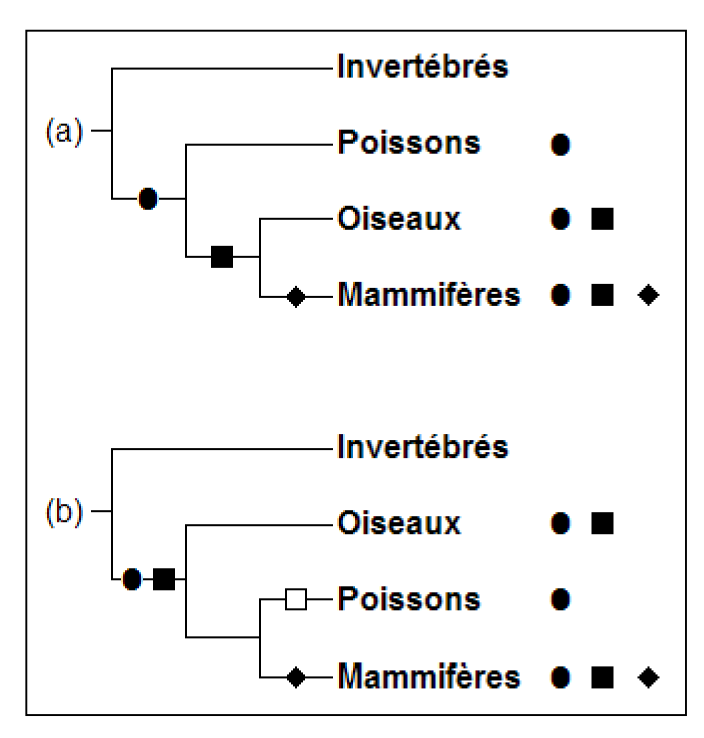


Figure 11. Illustration du coût d'un arbre dans le modèle MP. Se reporter au texte ci-contre pour la légende de cette figure. D'après Pagel (2002b).

Remarque : une autre explication à l'apparition des caractères selon la phylogénie de la figure 11b pourrait être que la respiration pulmonaire est apparue deux fois indépendamment chez les Oiseaux et chez les Mammifères, les poumons de ces deux classes devenant alors des caractères analogues. Le coût de cet arbre serait également de 4.

I-3-2-2 – Le modèle de « maximum likelihood » (ML)

Le modèle de « maximum de vraisemblance » utilise une approche légèrement différente, et beaucoup plus mathématique. Pour faire simple, il estime la probabilité d'observer la répartition des états que chaque caractère présente au sein de l'arbre phylogénétique. Pour reprendre l'exemple précédant de la figure 10, ce modèle commencerait par calculer la probabilité d'observer la présence d'une colonne vertébrale dans les trois taxons de vertébrés mais pas dans les invertébrés. Après avoir fait ce calcul pour les trois caractères, il combinerait ces trois probabilités en une probabilité générale. L'arbre « le plus probable » serait alors celui qui fait que cette probabilité générale est la plus importante (Pagel, 2002b).

Cette méthode (contrairement à l'exemple utilisé ici) trouve sa plus grande utilité dans les études phylogénétiques moléculaires. Cette technique manipule un outil mathématique, les matrices, particulièrement utile pour des caractères adoptant un nombre fini d'états déterminés. Par exemple, pour une étude génétique, seules 4 bases azotées sont possibles pour chaque nucléotide ; pour la construction des protéines, seuls 20 acides aminés différents sont disponibles au vivant. En revanche, la taille totale d'un serpent par exemple présente mathématiquement une infinité de possibilités (Pagel, 2002b).

I-3-2-3 – Le modèle de « neighbor joining » (NJ)

Les deux modèles précédents ont un très gros inconvénient : ils supposent d'établir tous les arbres possibles avant de déterminer celui qui est le plus probable. Il existe 3 arbres possibles pour décrire les relations entre 3 espèces : (1(2,3)), (2(1,3)) et (3(1,2)). Mais déjà, les arbres présentés pour les 4 groupes de la figure 11 ne sont que 2 des 15 arbres possibles. Ce chiffre atteint presque 34 500 000 dans le cadre de 10 espèces et 1.10^{1280} pour 500 espèces… (Pagel, 2002b).

Ces modèles sont donc difficilement utilisables en pratique dans des études incorporant un grand nombre d'espèces, même avec l'intervention des traitements informatiques. Ainsi, un ordinateur extrêmement performant qui analyserait un milliard d'arbres par seconde mettrait 10^{58} ans pour résoudre l'ensemble des arbres d'une étude à 50 taxons terminaux. Dans de tels cas, le programmateur est obligé de faire un compromis entre temps de calculs et efficacité de la recherche, ce qui est réalisé dans les recherches dites heuristiques, où seulement une partie des arbres est examinée (Lopez *et al.,* 2002).

Une autre technique, que l'on pourrait traduire littéralement par « rapprochement des voisins », n'a pas besoin de connaître tous les arbres possibles. Le but de la méthode par « neighbor-joining » n'est en effet pas de construire l'arbre qui ait le moins de marches possibles, mais de choisir les paires de taxons de telle sorte que la longueur totale des branches soit minimale. Cette méthode doit son nom à la notion de voisin (« neighbor ») : une paire de voisins valide est formée par 2 taxons connectés par un unique nœud intérieur. Dans la figure 12, les couples 1-2, 5-6 et 7-8 sont des voisins valides. Mais le taxon 3 forme un couple valide avec la combinaison des taxons 1 et 2. Au final, la topologie de l'arbre donné en figure 12 peut s'écrire [1,2], [5,6], [7,8], [1-2,3], [1-2-3,4], cette dernière combinaison étant équivalente de [5-6,7-8] (Saitou et Nei, 1987).

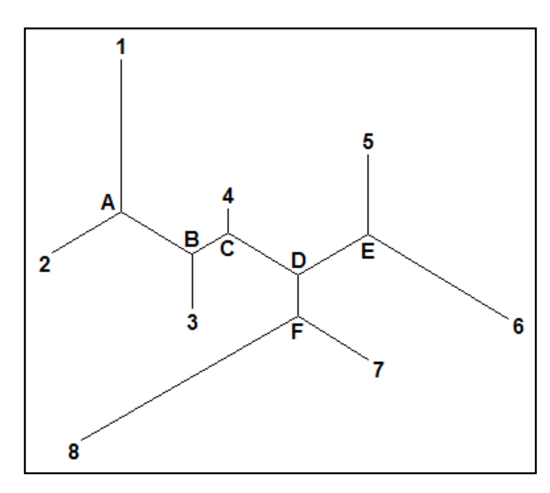


Figure 12. Présentation d'un arbre non-enraciné. D'après Saitou et Nei (1987).

Une fois cette notion de voisin définie, comment construit-on l'arbre ? La construction initiale est celle d'un arbre en étoile, présentant autant de radiations qu'il y a de taxons – on parle également d'unités taxonomiques opérationnelles, OTUs – partant du principe qu'il n'y a pour l'instant aucun groupe d'OTUs (figure 13a). Puis deux OTUs sont rapprochées (1 et 2 dans la figure 13b) de telle sorte que la branche X-Y soit la plus courte possible, ce qui, en pratique, correspond à rapprocher les 2 OTUs les plus proches l'une de l'autre pour le caractère considéré. Puis la paire créée est considérée comme une nouvelle OTU, et l'opération est renouvelée autant de fois que nécessaire. Le reste est du traitement mathématique. L'arbre obtenu est dit non-enraciné (voir l'arbre de la figure 12), puisqu'il ne donne aucune indication quant au taxon le plus basal de l'arbre (Saitou et Nei, 1987).

Cette méthode ne produit pas forcément l'arbre dit de minimum-évolution. Les simulations réalisées par ordinateur ont toutefois montré deux choses : cet arbre ME n'est pas forcément celui qui correspond à la réalité ; et les résultats obtenus par la méthode NJ sont en général plus proches de la réalité que ceux obtenus par la méthode de MP.

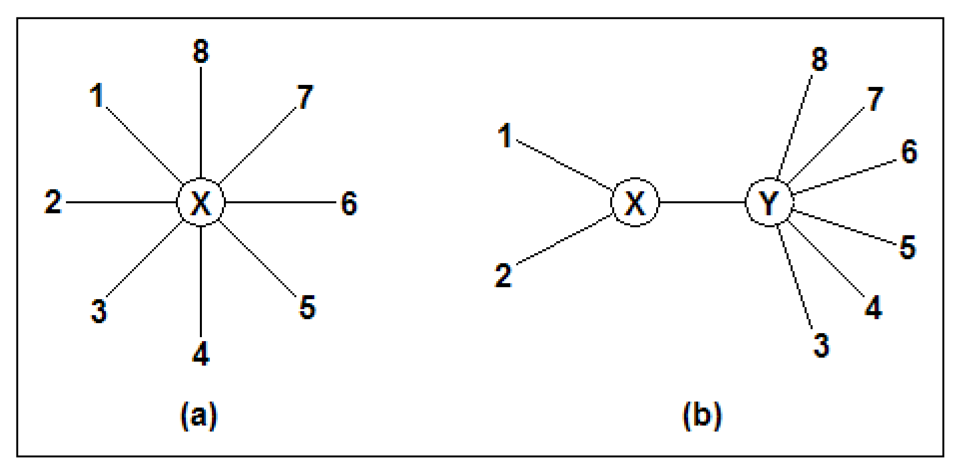


Figure 13. Principe de construction d'un arbre NJ. Le point de départ est celui d'un arbre en étoiles, ici à 8 OTUs (a). Puis deux OTUs sont rapprochés l'un de l'autre de telle sorte que la branche X-Y soit minimale. Seule la première étape de construction de l'arbre de la figure 12 est présenté (b). D'après Saitou et Nei (1987).

Par ailleurs, cette méthode, contrairement à la méthode MP (mais comme la méthode ML), donne accès à la longueur des branches, ce qui donne des informations très utiles sur la phylogénie : pour une configuration phylogénétique donnée, l'interprétation ne sera pas la même suivant que les branches sont longues (taxons réellement divergents) ou courtes (taxons très proches, s'accompagnant de plus grands risques d'erreurs).

I-3-2-4 – La méthode par « Bayesian inference » (BI)

La méthode de Bayes, plus exactement appelée méthode Bayesian Markov Chain Monte Carlo (MCMC), a récemment apporté un nouveau moyen de construire l'arbre phylogénétique le plus probable. Cette méthode semble donner des résultats prometteurs et son emploi s'est dernièrement généralisé.

Le principe de cette méthode est relativement simple : une série d'arbre est construite sur le principe que chaque arbre, très voisin du précédent, doit apporter une amélioration à la construction générale. Ainsi, un premier arbre phylogénétique est construit au hasard. Puis un élément de cet arbre est changé, également au hasard. Ce nouvel élément peut être la longueur d'une branche, ou le changement de position d'un taxon. Puis les arbres successifs sont conservés selon un algorithme particulier (dit de Metropolis-Hastings) qui accepte les arbres au *pro rata* de leur apport : si le nouvel arbre apporte une amélioration, il est toujours accepté ; s'il est moins bon de 10% de l'arbre précédent, il n'est accepté que 90% du temps (Pagel, 2002b).

I-3-3 – « Ingroup » et « outgroup »

Les diverses études, qu'elles soient moléculaires ou génétiques, et quelle que soit la méthode d'analyse statistique utilisée, ne peuvent pas incorporer toutes les espèces de serpents. Ainsi, une grosse étude incorporera tout au plus 100 ou 200 espèces de serpents. L'ensemble de ces serpents, sur lequel porte l'étude, est qualifié d'« **ingroup** ». Il est opposé à l'« **outgroup** » qui lui sert de référence.

En pratique, le ou les « outgroups » servent de base pour l'alignement des séquences génétiques, ou sert de référence pour les analyses morphologiques en définissant les

plésiomorphies (les caractères ancestraux). Ces « outgroups » constituent la racine des arbres (y compris de ceux qui sont initialement non-enracinés).

Le choix de cet « outgroup » est particulièrement important. En effet, il ne faut pas qu'il soit trop distant de l'« ingroup » sans quoi la comparaison sera difficile à réaliser : on ne se servira pas des séquences génétiques d'un pied de tomates pour étudier la phylogénie des serpents… Mais il ne faut pas non plus que l'« outgroup » choisi appartienne à l'« ingroup », sans quoi tous les résultats seront faussés : si, dans une étude portant sur la phylogénie des vipères dans leur ensemble, une vipère est choisie comme « outgroup », les relations obtenues seront difficiles à interpréter.

L'idéal est donc de prendre comme « outgroup » le taxon le plus proche de l'« ingroup », qui n'en fait toutefois pas partie. Ainsi, pour l'étude des *Colubroidea*, l'idéal est de prendre comme « outgroup » le genre *Acrochordus* (cf. figure 7).

La problème est que cela suppose au préalable de connaître la phylogénie que précisément l'on recherche… Par exemple, une étude phylogénétique dont l'« ingroup » serait constitué par les serpents marins et avec comme « outgroup » les *Elapidae* australiens placerait le genre *Laticauda* comme basal des serpents marins, alors qu'en réalité ils ne forment pas ensemble une classe. Le choix de l'« outgroup » peut ainsi, seul, expliquer des incohérences entre différentes analyses (voir par exemple Forstner *et al.*, 1995).

I-3-4 – Estimation du degré de confiance des arbres

Cette ultime partie théorique sur la construction d'un arbre phylogénétique est précisément celle qui donnera le support à cet arbre. En effet, les différentes études phylogénétiques, constituant la bibliographie nécessaire à la construction de l'arbre des serpents supérieurs, portent sur des groupes différents et souvent restreints de serpents, avec des techniques différentes (comparaisons morphologiques ou génétiques principalement, plus rarement les deux, et occasionnellement des critères phylogéographiques, caryologiques ou immunologiques) et, on vient de le voir, selon des méthodes d'analyse différentes.

Toutes ces études donnent donc une information parcellaire sur la phylogénie des serpents. De plus, au sein de ces études, tous les résultats obtenus ne sont pas d'égales valeurs, et toutes les conclusions n'ont pas la même probabilité d'être justes. Un moyen d'avoir une idée de la véracité d'une observation est de l'exprimer sous forme d'une « probabilité de ne pas se tromper ». Ces indices, calculés par les chercheurs de l'étude considérée, s'expriment selon deux grands moyens.

Le premier, le plus couramment rencontré, est de l'exprimer sous forme d'une probabilité, c'est-à-dire d'un chiffre compris entre 0 et 1, équivalent à un pourcentage. Il est ainsi possible d'exprimer le pourcentage d'arbres dans lequel une structure donnée a été identifiée. Ceci fait notamment la force de la méthode par Bayesian inférence. En effet, cette méthode construit aléatoirement un grand nombre d'arbres gardés selon leur « efficacité ». Il est ensuite possible de savoir dans quelle proportion un groupe monophylétique donné a été retrouvé au sein de tous ces arbres : cette proportion s'appelle la « **posterior probability** » (pp) de ce groupe (Pagel, 2002b).

Dans les études heuristiques, il est possible d'obtenir la fréquence à laquelle une structure donnée réapparaît en reproduisant l'étude un certain nombre de fois. Ceci est la base du calcul des « **bootstrap values** » (bs).

L'autre grand moyen d'exprimer cet indice de confiance est le « **Bremmer support** » ou « branch support » (BS). Celui-ci, en substance, est égal au nombre de marches qu'il faudrait franchir pour pouvoir construire un arbre dans lequel le groupe considéré n'est pas monophylétique. Donc, plus cette indice est grand, plus la monophylie du groupe considéré est supportée. Contrairement aux « bootstraps » et aux « posterior probabilities », cet indice est ouvert, il n'a pas de limite supérieure. En pratique, les taxons dont le BS est nul ne sont pas séparés dans l'étude ; ceux dont le BS est faible (< 5 par exemple) sont séparés, mais donnent un faible niveau de confiance ; et la monophylie de ceux dont le BS est fort (> 10 par exemple) ne fait guère de doute. Cette façon d'exprimer les indices de confiance est toutefois moins répandue que les probabilités (voir par exemple Gravlund, 2001).

Voici qui clôt la partie de présentation de la phylogénie, de la taxonomie et des méthodes de construction et d'interprétation des arbres. Cette dernière sous-partie, en particulier, bien qu'elle semble très théorique et loin du propos de cette thèse, en représente pourtant un des piliers, donnant le moyen de construire « l'arbre préféré » pour l'ensemble des serpents dits supérieurs. En réalité, il existe un nombre bien plus grand de façons de mener une étude phylogénétique, et le mode de calcul des différents indices de confiance ainsi que la longueur des branches, bien que très utiles pour pouvoir juger de la valeur d'une construction phylogénétique, dépasse largement mon champ de compétence.

I-4 – Etablissement de la phylogénie des serpents supérieurs

Il a été plusieurs fois déjà question de la difficulté d'établir un consensus sur la systématique et la phylogénie des serpents évolués. Cette partie a pour but de présenter le mode de construction de l'arbre phylogénétique préféré (ou proposé) et, en particulier, comment cette thèse justifie la remise en cause d'une classification officiellement reconnue.

La raison la plus simple à la difficulté d'établir ce consensus, qui est en même temps le principal obstacle de cette thèse, est qu'une étude rassemblant un grand nombre d'espèces totalisera au maximum quelques centaines espèces ; ce chiffre est à comparer aux 2978 espèces de serpents actuellement reconnues par l'EMBL Reptile Database, la source officielle de la taxonomie des reptiles ([D]).

La classification proposée par cet organisme officiel servira bien évidemment de base pour la suite de cette thèse. En particulier, tout changement taxonomique proposé le sera en comparaison de la classification reconnue par l'EMBL Reptile Database ([D]). Pour de simples raisons logistiques, la phylogénie des serpents dits supérieurs sera scindée en 20 arbres, reportés successivement en annexes de cette thèse. Dans chacun de ces arbres, tous les changements taxonomiques apportés seront mis en évidence en reportant, à côté du changement proposé, le taxon tel qu'il est actuellement défini par l'EMBL Reptile Database ([D]) écrit entre parenthèses. J'espère que ce mode d'écriture rendra ainsi plus facile la visualisation et l'acceptation, ou au contraire la réfutation, des changements taxonomiques proposés.

Ces changements taxonomiques ne seront jamais de mon propre fait. Toutes les modifications apportées par cette thèse ont été faites par des phylogénéticiens professionnels, et leur acceptation dans cette thèse sera le fruit d'une série de preuves convergentes et, si possible, de natures variées (association de critères génétiques, morphologiques, géographiques, etc.). Le corollaire de ceci est qu'une modification supportée par un faible nombre de preuves, ou contredite par un nombre non négligeable de faits, ou encore proposée par une seule étude, ne sera que suggérée, indiquée par un point d'interrogation dans les arbres phylogénétiques proposés. En effet, pour les faits non-fortement supportés, afin d'éviter des changements taxonomiques intempestifs et trop nombreux, une attitude conservative sera appliquée, la classification de l'EMBL Reptile Database ([D]) assurant alors son rôle de référentiel.

La manipulation de taxons définis par certains et redéfinis par d'autres est délicate. Pour simplifier la lecture de cette thèse et sa compréhension j'ai donc adopté les conventions suivantes : chaque fois qu'un taxon est utilisé, sauf mention contraire (ou sauf convention suivante), ce taxon désigne celui reconnu par l'EMBL Reptile Database ([D]) ; par ailleurs, chaque fois qu'un taxon aura été explicitement redéfini, les emplois ultérieurs de ce taxon désigneront le phylum tel que nouvellement défini. Si par la suite il est besoin d'utiliser une autre définition du taxon, celui-ci sera utilisé entre guillemets suivi d'une mention explicite.

Par exemple, tant que la famille des *Colubridae* n'aura pas été explicitement redéfinie, son emploi désignera le groupe des 12 sous-familles tel que défini actuellement par l'EMBL Reptile Database ([D]) ; après sa redéfinition, tout emploi du terme de *Colubridae* désignera

le groupe des 6 sous-familles tel que nouvellement défini, sauf mention contraire, alors noté « *Colubridae* » *sensu* EMBL Reptile Database ([D]).

Pour la phylogénie proprement dite, c'est-à-dire organisant les taxons entre eux sans pour autant modifier la taxonomie, les phylums reconnus par un grand nombre d'études seront identifiés dans les arbres par un trait épais. Au contraire, les phylums pour lesquels il existe un grand nombre d'incohérence seront laissés sous formes de polytomies, c'est-à-dire que les relations entre les différents taxons de ce phylum seront considérées comme non-résolues.

Enfin, les taxons inclus dans cette étude ont été très variablement étudiés. Ceci repose en grande partie sur la différence d'importante médicale des différents groupes de serpents, avec la séparation distinctive des vipères, crotales, cobras et autres serpents corail d'un côté, des « couleuvres » (dans son acceptation la plus large possible) de l'autre. Il en résulte donc qu'une très grande majorité concerne les premiers taxons reconnus comme d'importance médicale majeure (au premier rang desquels on trouve les crotales), avec finalement assez peu de données fiables sur les taxons « non-venimeux » qui représentent pourtant la grande majorités des serpents dits supérieurs.

En conséquence de quoi, aussi complète qu'elle se veuille être, un nombre non négligeable d'espèces n'apparaît jamais dans la bibliographie constituant la base de cette thèse. Ces espèces « manquantes » seront indiquées en annexes, non incluses dans les arbres mais reportées en face des phylums dans lesquels l'EMBL Reptile Database [D] les a officiellement attribuées. Les genres pour lesquels la phylogénie de leurs différentes espèces n'est pas disponible seront suivis de la mention « spp. », définissant l'ensemble des espèces de ce genre.

Le plan de la suite de cette thèse sera très simple puisqu'il suivra scrupuleusement la phylogénie des serpents, telle qu'elle sera découverte au fur et à mesure. Des connaissances récentes ayant été apportées sur la localisation des serpents au sein des reptiles, la prochaine partie de cette thèse présentera la situation des *Colubroidea* vis à vis des autres groupes de serpents (lesquels ne seront pas détaillés plus que le rang familial) et des autres phylums de squamates, laissant à la troisième partie le soin de décrire la phylogénie de cette superfamille. Les changements taxonomiques étant assez délicats à définir et à justifier, la succession de ce plan sera la plus progressive possible pour permettre une meilleure compréhension et une meilleure structuration de ce travail. Cette façon de procéder s'accompagnera inévitablement de renvois à des parties précédentes ou à venir, renvois qui ne devraient toutefois pas gêner la bonne compréhension de ce travail.

Il ne sera jamais question par la suite de phylogéographie détaillée. Cette discipline, qui consiste à interpréter la phylogénie du vivant en fonction de l'évolution géologique de la Terre, pourrait en elle-même constituer l'objet d'une thèse. De même, il est possible de dater, par ces études phylogénétiques et les données paléontologiques, l'ancienneté de la divergence des différents groupes. Il est ainsi communément admis que l'apparition des serpents remonte au Crétacé inférieur, il y a 100 à 150 millions d'années (Forstner *et al.*, 1995). Ces dates ne seront jamais mentionnées. La bibliographie de cette thèse contient de nombreuses informations à ce sujet, il est suggéré de s'y reporter pour plus de précisions sur cette question. De même, les synapomorphies ou les caractères unissant les différentes classes seront autant que possibles énoncés. Toutefois, le propos n'étant pas ici de faire de l'anatomie ou de l'histologie appliquées, il est suggéré de se reporter à la bibliographie correspondante pour des données plus détaillées.

Partie II – Situation des *Colubroidea*

Selon la classification admise ([D]), la sous-classe des ***Lepidosauria***, évoquée à l'occasion de la présentation de la para- et polyphylie de l'ancienne définition des reptiles (figure 3), contient deux ordres. Celui des ***Rhynchocephalia***, dont il a également déjà été question, contient 2 espèces formant le seul genre (*Sphenodon*) de la seule famille (*Sphenodontidae*) du seul sous-ordre (*Sphenodontida*) des rhynchocéphales actuels. Les autres membres de ce groupe autrefois prospère ne sont connus qu'au Mésozoïque ([D]).

Le second ordre est celui des ***Squamata***. C'est à cet ordre qu'appartient l'ensemble communément appelé « les serpents », correspondant au sous-ordre des ***Serpentes*** (ou *Ophidia*). D'après l'EMBL Reptile Database ([D]), celui-ci se décompose en 3 superfamilles : celle des ***Scolecophidia*** (ou *Typhlopoidea*), correspondant à tous les serpents dits aveugles (342 espèces) ; celle des ***Henophidia*** (ou *Boidea*), correspondant en gros aux « serpents constricteurs », dont les genres types sont les boas et les pythons (166 espèces) ; et celle des ***Caenophidia*** (ou *Colubroidea* ou *Xenophidia*), qui rassemble tous les serpents dits supérieurs. Ainsi, sur les quelques 3000 espèces de serpents, 83% (2470) sont des *Caenophidia*, groupe qui contient toutes les formes venimeuses ([D]).

Les deux autres sous-ordres de squamates reconnus par l'EMBL Reptile Database ([D]) sont les ***Amphisbaenia***, regroupant 165 espèces de reptiles apodes (« serpentiformes ») répartis dans trois familles, et les ***Lacertilia*** (ou *Sauria*, 4765 espèces), vaste groupe rassemblant les lézards au sens large, répartis dans 5 infra-ordres : celui des ***Iguania*** correspondant aux iguanes, aux caméléons et aux agames ; celui des ***Gekkota*** rassemblant les geckos ainsi que deux familles de lézards apodes ; celui des ***Scincomorpha*** rassemblant différents familles de scinques ainsi que les lézards typiques (*Lacertidae*) ; celui des ***Varanoidea*** (ou *Platynota*) regroupant notamment les varans et les hélodermes, lézards connus pour la virulence de leur venin ; et celui des ***Diploglossa*** qui compte notamment deux autres familles apodes.

II-1 – Relations supérieures au sein des reptiles (arbre 1)

Les relations supérieures au sein des reptiles ont déjà été abordées dans la partie I-1-3 au sujet de la nouvelle définition de la classe (taxonomique), incluant les oiseaux mais excluant les reptiles synapsides (cf. figure 3). Cette partie ne vient que préciser l'origine anatomique principale qui fut à l'origine de ce changement.

La classe des amniotes est séparée en trois groupes principaux, définis notamment par l'organisation du crâne, et plus particulièrement par l'organisation de sa région temporale (Lee *et al.*, 2004).

La première division de ce groupe sépare les reptiles des mammifères. Ces derniers (et leurs proches ancêtres) sont unis par la possession d'un crâne dit synapside, dont la région temporale est percée d'une large fenestration. Ce groupe – les ***Synapsida*** – rassemble avec les mammifères les anciens reptiles synapsides, pour cette raison anciennement appelés « reptiles mammaliens » (Lee *et al.*, 2004).

Les reptiles, tels que nouvellement définis, sont ensuite constitués de 3 lignées principales : les *Lepidosauria*, dont les représentants actuels sont les tuaturas, les lézards et les serpents, les *Archosauria* représentés par les crocodiles et les dinosaures (incluant les oiseaux), et les parareptiles, que représenteraient peut-être les tortues, encore que la position de ces dernières soit plus sujette à caution (Lee *et al*., 2004).

Les deux premiers groupes sont regroupés sous le nom de **Diapsides**, définis par la présence de deux grandes fenestrations en région temporale du crâne. Ce groupe contient, en plus des lignées actuelles, les dinosaures (dont descendent les oiseaux actuels ; cf. figure 4), les ptérosaures volants, et une classe formée de reptiles marins, tels que les placodontes, reptiles marins « blindés » d'une carapace analogue à celle des tortues, les plésiosaures au long cou ou les pliosaures au cou réduit. Ces derniers sont caractérisés par un crâne diapside dont les fenestrations sont encore plus larges, conduisant à la perte du soutient inférieur de l'os ; ce type de crâne est dit euryapside. La position des ichtyosaures, ces reptiles au corps de dauphin, est encore soumise à controverse (Lee *et al*., 2004).

Le troisième type principal de crâne des amniotes caractérise les parareptiles, groupe le plus basal des reptiles, qui possède un crâne très solide dont la région temporale n'est percée d'aucune fenestration ; cette condition définit les **anapsides**. Les tortues (*Testudines*) possèdent également un crâne anapside, mais leur position phylogénétique est moins certaine (Lee *et al*., 2004).

Il n'est pas utile de rentrer plus dans le détail dans le cadre de cette thèse. La position phylogénétique respective des principaux groupes actuels et fossiles de reptiles est représentée dans l'arbre 1 figurant en annexe.

II-2 – Relations supérieures au sein des *Lepidosauria*
(arbre 2)

La sous-classe des *Lepidosauria* rassemble la majorité des reptiles actuels. Ceux-ci sont caractérisés notamment par une fente cloacale transversale (par opposition à longitudinale), par la présence d'un segment séparé (dit « sexuel ») sur les reins, par certains traits uniques des yeux, et par une peau contenant un type unique de kératine et couverte de grandes portions kératinisées (Lee *et al.*, 2004). Pourtant, même à ce niveau élevé de la hiérarchie des groupes animaux, très peu de consensus existent actuellement. L'un d'eux, comme il a déjà été dit, place les serpents au sein de l'ordre des squamates, avec les lézards et les amphisbènes (sous-ordre des *Amphisbaenia*), opposés à l'ordre presque éteint des rhynchocéphales ([D]).

Il est également communément admis que l'apparition du sous-ordre des serpents se situe au Crétacé inférieur, il y a entre 100 et 150 millions d'années (voir notamment Forstner *et al.*, 1995). Par contre, le groupe à partir duquel ils ont émergé est encore incertain. Sur cette question, les données morphologiques et les études moléculaires apportent des renseignements parfois très divergents. Ces différences entre analyses moléculaires et morphologiques sont assez fréquentes. Toutefois, il est très peu de cas où la dichotomie entre ces deux méthodes d'analyse est aussi prononcée que pour la phylogénie supérieure des squamates.

II-2-1 – Groupes morphologiques de squamates

Sur la base de la morphologie, l'ordre des squamates était d'abord séparé en deux groupes. Celui des *Iguania*, qui correspond à l'infra-ordre reconnu par l'EMBL Reptile Database ([D]), comprenant les familles des *Iguanidae*, des *Agamidae* et des *Chamaeleonidae*, et celui des ***Scleroglossa*** (littéralement, « langue dure ») contenant tous les autres groupes : sous-ordres des *Amphisbaenia* et des *Serpentes*, et infra-ordres des *Gekkota*, des *Scincomorpha*, des *Diploglossa* et des *Varanoidea* (Vidal et Hedges, 2005). Par ailleurs, le groupe des ***Autarchoglossa*** (littéralement, « langue libre ») incluait tous les *Scleroglossa* à l'exception de l'infra-ordre des *Gekkota* (Vidal et Hedges, 2005).

Comme le nom de ces deux derniers groupes l'indique, c'est la libération de la langue qui est à la base de cette distinction. Les *Iguania*, dont le mode de nutrition se fait principalement par intervention d'une langue musculaire, étaient ainsi rapprochés des tuataras qui se nourrissent sur le même mode. Les *Scleroglossa*, en revanche, utilisent leur dentition pour se nourrir, ce qui a pu libérer la langue pour la chémoréception (qui correspond un peu à notre sens de l'olfaction), particulièrement poussée chez les serpents. Ceci a sans doute permis aux seconds d'explorer des niches écologiques inaccessibles aux premiers, expliquant bien la large répartition mondiale des *Scleroglossa* (Vidal et Hedges, 2005).

Par ailleurs, sur la base de ressemblances morphologiques, les groupes suivants ont été créés : « *Acrodonta* » (*Agamidae*, *Chamaeleonidae*), « *Teiioidea* » (*Teiidae*, *Gymnophthalmidae*), « Lacertiformes » (*Lacertidae*, *Teiioidea*), « *Scincoidea* » (*Scincidae*, *Cordylidae*) et « *Anguimorpha* » (*Anguidae*, *Xenosauridae*, *Shinisauridae*, *Helodermatidae*, *Varanidae*, *Serpentes*) (Vidal et Hedges, 2005).

<u>II-2-1-1 – Position des *Iguania*</u>

La reconnaissance du groupe des *Scleroglossa* place donc les *Iguania* en position basale des autres squamates, ainsi proches des *Rhynchocephalia* avec qui ils partagent un mode de nutrition par une langue musculeuse.

Dans une étude ostéologique portant à la fois sur des taxons vivants et fossiles, Lee (1998) reconnaît ainsi la division basale entre *Iguania* et *Scleroglossa*, supportée dans toutes les analyses de cette étude par des indices forts (BS ≥ 7 ; bs ≥ 88%). Cette position est également soutenue par Caldwell (1999) qui, s'ils n'identifient pas toujours formellement les *Iguania* comme un groupe monophylétique, placent au moins les trois familles de ce groupe en position basale des autres squamates.

Plus récemment, au cours d'une étude rassemblant 126 caractères ostéologiques, cartilagineux, musculaires, nerveux, sensoriels, glandulaires, organiques et cytologiques, Lee (2000) confirme cette position basale des *Iguania* ainsi que la monophylie des *Scleroglossa*, résultats qui, par la stricte lecture des supports statistiques (BR ≥ 7 ; bs ≥ 91%) laissent peu de place au doute. La dernière étude morphologique portant sur la phylogénie des squamates (Lee, 2005) a passé en revue pas moins de 381 de ces caractères (ostéologiques, tissus mous, ultrastructure des spermatozoïdes) pour des taxons actuels aussi bien que pour des groupes disparus (auquel cas, seuls les critères ostéologiques étaient comparés). Les 10 analyses de cette étude, sans exception, supportent la monophylie des *Scleroglossa* (bs ≥ 83% ; BS ≥ 5). Seule l'analyse portant sur des critères écologiques et comportementaux (soient seulement 18 caractères) ne supporte pas ce fait, mais ne le contredit pas non plus dans la mesure ou l'arbre obtenu n'est presque pas résolu (Lee, 2005).

Les *Iguania* sont en général de grands lézards, arborant des crêtes et des ornements élaborés sur la tête et le corps, et ont en général la possibilité de changer de couleur (métachromisme). Ce dernier caractère, exacerbé chez les caméléons, serait lié à la territorialité des mâles ainsi qu'à la fonction visuelle, lesquels sont plus développées dans ce groupe que dans les autres squamates (Lee, 2002). Par ailleurs, en plus des caractères précédents identifiés, les *Iguania* ont perdu un des muscles para-vertébraux (muscles intercostaux ventraux), la contrainte morphologique ainsi créée pouvant expliquer qu'aucun de ses groupes n'ait évolué vers un corps serpentiforme (Lee *et al.*, 2004). La monophylie du groupe est par ailleurs supportée par un grand nombre de caractères plus précis : os frontaux fusionnés, plaque frontale large, contact entre les os jugal et squamosal et l'arche supra-temporale, os frontaux coincés entre les orbites, os post-frontal fourchu, épiptérygoide absent (Caldwell, 1999) ; présence d'un fanon, absence du muscle intercostal ventral, organisation du cerveau particulière (type dracomorphe), vestibule de la cavité nasale allongé, présence de glandes dentales, mucocytes linguaux séreux et séro-muqueux, acide allocholique comme principal sel biliaire, présence d'un fourreau hémipénien, rassemblement des glandes cloacales ventrales, caractères particuliers des spermatozoïdes (Lee, 2000).

De même, les *Scleroglossa* ne sont pas seulement unis par leur « langue dure » : os post-orbital absent en tant qu'élément distinct ; vomer plus long que la moitié de la rangée des dents maxillaires ; les septomaxillaires se rejoignent (ou sont presque rejoints) dans le plan médian en une crête surélevée ; septomaxillaires étendus et convexes ; fosses choanales des os palatins larges ; processus alaire de l'os prootique allongé ; *intercentra* cervical à la base de la partie postérieure du *centra* précédent ; nombre de vertèbres présacrales supérieur à 26 ; processus descendants des frontaux bien développés et excluant (ou presque) les préfrontaux

des bords de la fenêtre orbitonasale ; os postorbital plus court que la moitié du diamètre de l'orbite, avec un processus ventral réduit ; grande plaque subdentale ; processus rétroarticulaire absent ; remplacement postérolingual des dents marginales, trous de remplacement petits ; fusion des épiphyses des diaphyses en même temps que des éléments de la boîte crânienne (Caldwell, 1999 ; notez que les auteurs excluent les serpents, les mosauroïdes et le fossile *Coniasaurus* de la définition de *Scleroglossa* : les caractères précédemment donnés correspondent donc au groupe *Scleroglossa* + serpents + mosauroïdes + *Coniasaurus*) ; faible nombre d'écailles céphaliques mais écailles larges, écailles dorsales de la rangée médiane de même taille que les autres dorsales, muscle pseudotemporal profond de la mâchoire équipé d'une tête antérieure, muscles intrinsèques circulaires de la langue formant un anneau épais, muscle droit latéral de l'abdomen présent, organe de Jacobson au moins modérément développé, récepteurs de l'épithélium de cet organe au moins 2,5 fois plus nombreux que les cellules de soutient, épithélium olfactif formé d'au moins deux cellules réceptrices pour une cellule de soutient, glande nasale externe de grande taille, perte de la glande labiale mandibulaire, épithélium glandulaire de la langue absent au moins sur la partie antérieure de l'organe, papilles de la langues faiblement prononcées (Lee, 2000).

II-2-1-2 – Relations entre les groupes apodes

Les lézards (*sensu lato*) forment un groupe très vaste de 4765 espèces réparties dans 19 familles ([D]) caractérisé par une grande diversité morphologique et écologique. Parmi ces différents groupes, deux familles ont adopté une morphologie apode (sans pattes), en liaison ou non avec un mode de vie fouisseur : les *Pygopodidae* (« Legless Lizards », littéralement lézards apodes) sont des lézards apodes australiens vivant en surface, et les *Dibamidae* (« Blind Lizards », littéralement lézards aveugles) sont fouisseurs (ou affectionnent les endroits cachés, sous les pierres par exemple). Tous deux appartiennent à l'infra-ordre des *Gekkota* ([D]).

Par ailleurs, le sous-ordre des *Amphisbaenia* rassemble trois familles (*Amphisbaenidae*, *Trogononophidae*, *Bipedidae*), toutes apodes ou avec une réduction très prononcée des membres (nous dirons par la suite apode dans un soucis de simplification), et fondamentalement adaptées à un mode de vie fouisseur ([D]).

Ces groupes ont été régulièrement rapprochés des serpents du fait de leur allure générale, justement, « serpentiforme ». Toutefois, ces trois groupes principaux apodes ont longtemps été un mystère phylogénétique. Lee (2005) a recensé les principales positions phylogénétiques des dibamidés, des amphisbènes et des serpents, reportés sur un arbre phylogénétique des squamates comparativement stable (figure 14).

En réalité la position de ces groupes est rendue très variable notamment par l'incorporation ou non à l'étude de fossiles. Ainsi, Lee (1998) réalise plusieurs analyses, basées sur la comparaison de critères ostéologiques. Il remarque que quand les fossiles (*Sineoamphisbaenia*, *Mosasauroidea* et *Pachyrhachis*) sont inclus dans l'analyse, les serpents se groupent avec les deux derniers fossiles (formant ensemble le groupe des ***Pythonomorpha***) dans une classe sœur des *Varanidae* ; les deux lignées fouisseuses (*Dibamidae* et *Amphisbaenia*) sont sœurs, groupées avec *Sineoamphisbaenia* dans une classe sœur des *Gekkota* (*Gekkonidae* et *Pygopodidae* dans cette étude ; Lee, 1998). Mais quand les lignées fossiles sont retirées de l'analyse les *Dibamidae* et les *Amphisbaenia*, toujours sœurs, se groupent avec les serpents pour former une lignée apode monophylétique (Lee, 1998).

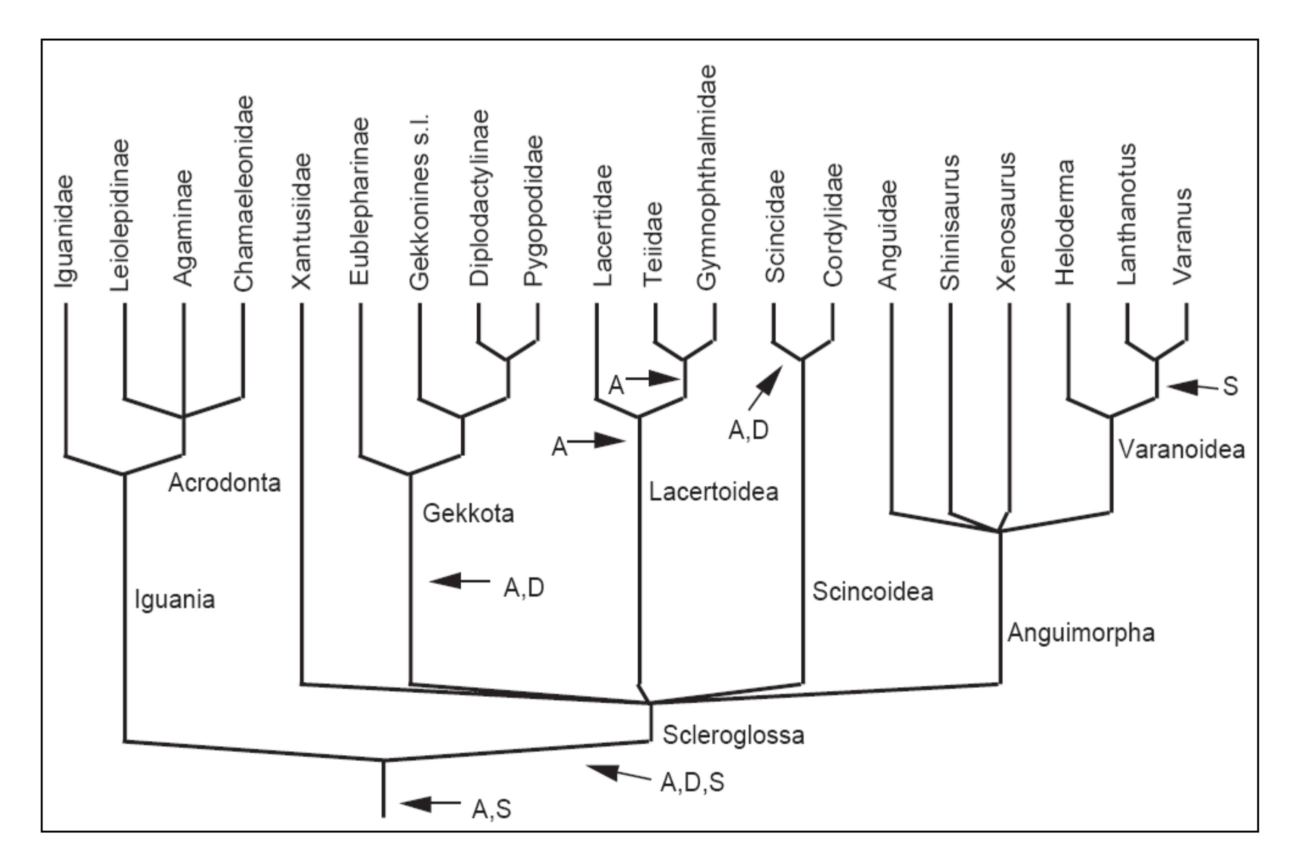


Figure 14. Instabilité phylogénétique des groupes de squamates apodes. Les diverses positions proposées des serpents (S), des amphisbènes (A) et des dibamidés (D) sont indiquées par des flèches. Tiré de Lee (2005) ; la bibliographie correspondante est résumée dans l'article d'origine.

Ce résultat a été confirmé récemment par l'auteur (Lee, 2005). Dans une étude plus large incluant un grand nombre de caractères ostéologiques, mais également des critères de morphologie des tissus mous, d'écologie et de cytologie, la position des dibamidés et des amphisbènes, toujours sœurs, est variable dans les analyses strictement ostéologiques suivant que les fossiles sont intégrés ou non à l'analyse.

En particulier, cette étude (Lee, 2005) permet de remarquer que la phylogénie des squamates est identique quand on l'étudie par des données ostéologiques en incluant des fossiles et quand elle est analysée par la comparaison de critères des tissus mous (analyses sur lesquelles il est bien évidemment impossible d'inclure les taxons fossiles). La phylogénie obtenue dans ce cas est d'ailleurs très voisine de celle obtenue par Lee (2000), qui considère également une combinaisons de critères ostéologiques et organiques, ou de celle trouvée par Lee (2005) en excluant les taxons apodes.

Ces éléments sont la preuve (et une très bonne illustration) de l'effet d'un phénomène de convergence adaptative sur la phylogénie morphologique d'un groupe animal. Les amphisbènes, les dibamidés et certains serpents basaux sont petits, allongés, fouisseurs, avec des membres réduits, se déplaçant sous terre en forçant le passage au milieu du substrat plutôt qu'en creusant (c'est d'ailleurs initialement pour cela que ces trois groupes avaient été rapprochés) (Lee, 1998). Il en résulte des adaptations du corps, qui n'ont pas forcément à voir avec une communauté évolutive (caractères homologues) mais plutôt imposés par la pression évolutive d'un milieu spécialisé (caractères analogues).

Dans ce cas précis, ces groupes ont convergé vers une petite taille et un corps allongé et apode (plus pratique pour se glisser à travers un substrat solide) ainsi qu'à une consolidation du crâne, ces groupes fouissant « tête la première ».

Les caractères suivants peuvent ainsi être liés à la miniaturisation du crâne : perte de nombreux os (lacrymal, jugal, post-frontal, post-orbital, splénial, angulaire, articulaire), réduction du nombre de dents maxillaires et dentaires, articulation de l'os carré directement avec l'opisthotique, supra-occipital déporté en arrière du pariétal, fermeture de la fenêtre post-temporale (Lee, 2005), déplacement des muscles des mâchoires et réduction du *crista prootica* (Lee, 1998). D'autres caractères sont liés à la consolidation du crâne : suture fronto-pariétale complexe et rigide, os pariétal allongé et développé vers le bas (Lee, 1998). Certains sont directement conséquence du mode de vie fouisseur et du corps allongé : augmentation du nombre de vertèbres présacrales et cervicales, présence de côtes cervicales sur la 3ème vertèbre présacrale, côtes pourvues de pseudotuberculums antéro- et postéroventral (Lee, 2005), épines neurales basses, région cervicale réduite et fusion des *intercentra* des vertèbres cervicales (Lee, 1998). D'autres enfin sont directement conséquence de la réduction des membres : perte des clavicules et des inter-clavicules, lymphapophyses libres (en liaison avec la perte du contact avec le sacrum), réduction ou perte du scapulo-coracoïde, réduction ou perte du sternum, réduction du nombre de points d'attachement des côtes au sternum, réduction ou perte des membres antérieurs, du bassin et des membres postérieurs (Lee, 2005). De plus, la projection antéro-latérale des processus caudaux transverses pourrait être liée à l'utilisation de la queue comme levier par certaines formes fouisseuses (Lee, 1998).

En général, les différents caractères incorporés aux études morphologiques n'y sont pas pondérés (c'est-à-dire que chaque caractère présent compte pour 1, chaque caractère absent pour 0). La présence d'éléments morphologiques en liaison avec d'autres (ou, comme ici, avec un élément écologique) créé une redondance des caractères, qui peuvent ainsi prendre le pas, par le seul poids du nombre, sur des caractères analogues.

Ainsi, quand ces caractères sont retirés des analyses (c'est-à-dire, pondérés par un facteur 0, comme cela a été fait par Lee, 1998) ou quand l'ostéologie est combinée à des caractères portant sur les tissus mous (l'adaptation au mode de vie fouisseur agissant beaucoup plus sur le squelette que sur les organes ; Lee, 2000, 2005), les vraies homologies « ont la place » pour apparaître. L'inclusion des groupes fossiles (Lee, 1998, 2005 ; Caldwell, 1999) permet également de corriger ce biais : les fossiles, plus proches des ancêtres communs, présentent une combinaison de caractères qui montrent que les critères ostéologiques des dibamidés-amphisbènes et des serpents résultent d'une convergence. En particulier, les mosauroïdes et les serpents marins du Crétacé (tels que *Pachyrhachis*) présentent plusieurs synapomorphies avec les serpents actuels, mais également ont des membres bien développés, et ne présente presque aucun caractère d'adaptation au fouissage (Lee, 2005).

Pour toutes ces raisons, le rapprochement des dibamidés et des amphisbènes est à considérer avec prudence, malgré d'excellents supports statistiques (Lee, 1998, 2005 ; Caldwell, 1999), qui d'ailleurs diminuent significativement, en restant tout de même forts, dans les analyses ne comparant que les tissus mous (Lee, 2000, 2005). La séparation des serpents et leur rapprochement de lignées « tétrapodes » (les *Anguimorpha* en l'occurrence) est en revanche un argument phylogénétique fort, puisque allant contre le biais dont il vient d'être question. Notons pour finir que les *Pygopodidae*, le quatrième groupe tendant vers le caractère apode, n'est pas soumis à ce biais car leur évolution s'est faite en surface, ils n'ont donc pas convergé vers tous les caractères en rapport avec le caractère fouisseur (Lee, 1998).

II-2-1-3 – Serpents : fouisseurs ou marins ?

La position très instable des lignées apodes est la source d'un grand nombre d'hypothèses différentes sur l'origine des serpents. Ainsi, différentes études situaient l'origine du sous-ordre à partir des mosasaures (reptiles de plus de 12 m de long, aux allures de crocodile au corps nettement allongé, mais pourvus de membres bien différenciés en « nageoires », hantant les mers du Crétacé), des lézards ou plus spécifiquement des varanoïdes (représentés actuellement par les genres *Varanus* ou *Lanthanotus* par exemple) (Forstner *et al.*, 1995). Ces critères morphologiques (morphologie de la langue, l'anatomie de l'appareil voméronasal et l'histologie de l'estomac notamment) ont conduit à la création des *Anguimorpha* dans lesquels étaient initialement inclus les Serpents (Lee, 2000).

D'autres critères morphologiques (portant notamment sur la morphologie du crâne) les rapprochaient des pygopodes et de certains scinques, ou d'autres scinques et des dibamidés (caractères cérébraux). Les amphisbènes ont également été proposés (du fait de la présence de côtes cloacales, ainsi que par certains caractères des tissus mous), même si d'autres études montraient que l'organisation du crâne était trop différente pour que ces deux taxons soient rapprochés. Les serpents, à cause de certains traits de leurs yeux, ont même été classés en dehors des squamates. Précisons quand même que ces études se basaient généralement sur l'étude d'un seul organe, et étaient donc largement sujettes aux convergences (voir notamment Forstner *et al.*, 1995 ou Lee, 2000 pour toutes ces références bibliographiques).

Une étude plus poussée (bibliographie citée par Forstner *et al.*, 1995) privilégiait comme groupe frère des serpents l'hypothèse des varanidés (incluant les hélodermatidés). Ce résultat a pourtant été rejeté par ses auteurs, sur la base du caractère apode partagé par les serpents, les dibamidés et les amphisbènes (voir la partie précédente).

Toutes ces hypothèses ont ainsi donné naissance à deux grandes théories sur l'origine des serpents. La première considère que les serpents sont fondamentalement fouisseurs. Cette hypothèse est supportée par les relations trouvées précédemment avec les amphisbènes et les dibamidés. En plus des caractères mentionnés précédemment (miniaturisation et réduction du squelette, réduction des membres, allongement du corps), certains caractères du système sensoriel, et plus particulièrement des yeux, pourraient s'expliquer par une origine fouisseuse des serpents (Vidal et Hedges, 2004).

Face à cette hypothèse fouisseuse de l'origine des serpents, d'autres preuves situent la naissance de ce groupe dans les mers. Cette hypothèse est supportée par l'association particulière des serpents avec les varanoïdes, et plus spécifiquement des mosasauroïdes (aigialosaures, dolichosaures, mosasaures), dans le groupe des *Pythonomorpha*. Selon cette hypothèse, le genre *Varanus* serait le plus proche parent actuel des serpents. Ce groupe est unit par des caractères touchant principalement à l'organisation du crâne, de la mâchoire inférieure et de la dentition (Vidal et Hedges, 2004). De plus, d'autres caractères oculaires pourraient expliquer une origine marine du groupe (Lee, 2002).

Ce débat a été relancé par la découverte récente (ou l'analyse approfondie) de fossiles de trois espèces de serpents marins, *Pachyrhachis, Haasiophis* et *Eupodophis*, formant la famille des *Pachyophiidae*. Ces serpents possèdent encore une paire, certes vestigiale, de membres postérieurs. Selon l'hypothèse fouisseuse, *Pachyrhachis* serait un représentant dérivé des *Alethinophidia* (donc un serpent « supérieur » ; *vide infra*) ; cette alternative signifierait alors une ré-évolution des membres chez les serpents (ou plusieurs épisodes

indépendants et successifs de perte des membres). En ce sens, l'hypothèse marine est beaucoup plus satisfaisante, puisqu'elle place les *Pachyophiidae* comme intermédiaires entre les squamates « tétrapodes » marins (mosasauroïdes) et les serpents actuels.

II-2-2 – Apports récents de la phylogénie moléculaire

La génétique, appliquée à la phylogénie, est un outil efficace pour s'affranchir des convergences adaptatives. J'ai longuement insisté au cours de la première partie sur le fait que les arbres phylogénétiques génétiques n'étaient pas à prendre comme synonymes des arbres phylogénétiques spécifiques. Toutefois, l'analyse combinée de gènes considérés comme indépendants, ou la comparaison des analyses de plusieurs gènes individuels permet dans une certaine mesure de limiter le risque de non-correspondance entre arbres génétique et spécifique.

Appliqué à la phylogénie des *Lepidosauria*, les analyses génétiques apportent des informations parfois radicalement différentes. L'une des principales différences concerne la position des *Iguania*. Ceux-ci étaient communément considérés comme basaux de tous les autres squamates, principalement par la fonction et l'organisation de la langue (se référer à la partie II-2-1-1 pour plus de détails). Hors, aucune étude moléculaire ne supporte cette position.

Les premières études phylogénétiques génétiques ne pouvaient inclure qu'un nombre limité de taxons, du fait du temps important de séquençage des gènes, et d'une banque de données génétiques encore à ses prémices.

L'étude de Forstner *et al.* (1995) est une illustration de ces difficultés pour interpréter, par la génétique, l'évolution d'un groupe aussi vaste que celui des squamates. Dans cette étude essayant de résoudre l'origine des serpents, seuls douze taxons ont été intégrés dans l'« ingroup » : sept d'entre eux étaient des serpents, les cinq autres faisaient office de représentants de groupes parfois aussi vastes que celui d'infra-ordre (*Varanus* est ainsi le seul représentant des *Varanoidea*, voire des *Anguimorpha*). La position basale, dans cette étude (Forstner *et al.*, 1995), est occupée par *Scincitella*, un *Scincidae* (*Scincomorpha*), certes immédiatement suivie de *Cyclura* et *Sceloporus* (respectivement *Iguaninae* et *Phrynosomatinae*, deux sous-familles d'*Iguanidae*).

Notons quand même que la méthode utilisée par cette étude (notamment d'alignement des séquences des ARNt) a été critiquée par Macey et Verma (1997) : ceux-ci reprochaient à ceux-là de n'avoir pas tenu compte, dans leur alignement des séquences, de l'inversion des gènes des ARNt de l'histidine et de la leucine par rapport aux autres vertébrés chez les crocodiliens (le genre *Alligator* étant un des « outgroups » de l'étude). Les résultats obtenus après correction sont cependant toujours très variables en fonction de l'« outgroup » utilisé, et n'aboutissent pas à plus de conclusions que la première étude.

Il existe en fait un assez faible nombre d'études moléculaires incluant un grand nombre de taxons représentatifs de l'ensemble des *Lepidosauria* ou des *Squamata* : il s'agit des études de Vidal et Hedges (2004, 2005) et de Townsend *et al.* (2004). Les gènes étudiés sont variés : les deux gènes *RAG1* (recombination-activating gene) et *C-mos* (codant pour le facteur de maturation des oocytes) pour Vidal et Hedges (2004), auxquels Townsend *et al.* (2004) rajoutent le gène codant pour la sous-unité 2 de la NADH-déshydrogénase (*ND2*), et

les neuf gènes *C-mos*, *RAG1, RAG2, R35, HOXA13, JUN, MAFB* et codant pour l'α-énolase et l'amélogénine pour la vaste étude de Vidal et Hedges (2005).

Tous, à l'exception de *ND2* sont des gènes nucléaires codant pour des protéines fondamentales du vivant, intéressants pour la lenteur de leur évolution. D'une manière générale, les gènes mitochondriaux (comme *ND2*) évoluent plus rapidement du fait de réparations de l'ADN moins efficaces. L'inclusion de ce gène est particulièrement intéressante ici, non pas pour cette différence de vitesse d'évolution (qui joue plutôt contre son utilisation), mais du fait que les gènes mitochondriaux et nucléaires représentent deux lignées évolutives distinctes qui, si elles concordent, apportent des renseignements phylogénétiques forts.

Ces trois études très complètes et rigoureuses donnent des résultats presque identiques, en particulier, toutes identifient les même groupements et suggèrent les mêmes changements taxonomiques, ce qui leur accorde un très haut degré de confiance, permettant ainsi la révision de certains des groupes morphologiques énoncés en introduction de la partie II-2-1.

II-2-3 – Relations supérieures actualisées des *Lepidosauria*

II-2-3-1 – Ordre des *Rhynchocephalia*

La position basale de l'ordre des *Rhynchocephalia*, composé uniquement des deux espèces de tuaturas, est désormais acquise. Celle-ci est retrouvée dans toutes les études moléculaires (Vidal et Hedges, 2004, 2005 ; Townsend *et al.*, 2004) et supportée par toutes les études morphologiques (même si Caldwell, 1999 est le seul de cette bibliographie a avoir inclus le genre *Sphenodon* dans son « ingroup »).

Les tuaturas pourraient correspondre à la définition de fossiles vivants, ressemblant à des iguanes massifs, particulièrement lents, au métabolisme réduit pour s'adapter aux conditions du climat très froid des îles de Nouvelle-Zélande dont ils sont endémiques. Nous n'en dirons rien de plus.

II-2-3-2 – Ordre des *Squamata*

Avec la séparation basale des *Rhynchocephalia*, la monophylie de l'ordre des *Squamata* est parfaitement supportée. Les critères les plus généraux qui les unissent sont un os carré mobile sur lequel s'attache la mandibule, des organes copulatoires mâles paires (les hémipénis), et un type particulier d'articulation inter-vertébrale (Lee *et al.*, 2004).

Lee (1998) a dressé la liste des caractères osseux diagnostiques de l'ordre : os frontaux dont les marges latérales sont profondément concaves ; suture droite du frontopariétal ; os supratemporal présent et situé sur la face ventro-latérale de l'os pariétal ; os carré articulé avec les os squamosal, supratemporal et opisthotique ; os carré sans extension antéro-latérale ; exoccipital fusionné avec l'opisthotique ; espace interptérygoïdien large, pas de contact entre le ptérygoïde et le vomer ; bord ventral du coronoïde concave ; pré-articulaire s'étendant en avant du processus coronoïde ; dent prémaxillaire médiane, pas de dents palatines ni ptérygoïdiennes ; *centra* non notochordaux ; zygosphènes pourvus de surfaces articulaires s'affrontant ventralement ; pas d'*intercentra* sur les vertèbres dorsales ; côtes démarrant sur la 4ème cervicale ; débordement antérieur du coronoïde ; moins de 5 paires de côtes sternales ; moins de 15 osselets scléraux.

Lee (2000) rajoute à cela les caractères des tissus mous suivants : muscle circulaire de la langue formant un anneau complet ; lèvre vestibulaire du conduit cochléaire distinct ; conches nasales pourvues d'un grand espace central ; partie libre de la langue encochée ; présence de palettes ventrales sur la langue ; rétine dépourvue de bâtonnets ; pupille ronde ; conduit lacrymal pénétrant dans l'organe de Jacobson ; artère stapédiale passant postérieurement à l'étrier ; glandes cloacales dorsolatérales présentes au moins chez les mâles.

Ces critères ne sont pas tous des synapomorphies, et n'excluent pas la possibilité de perte ou évolution secondaires (voir par exemple la pupille verticale pour les vipères et les crotales notamment).

II-2-3-2-1 – Infra-ordre des *Gekkota*

Les trois études moléculaires (Vidal et Hedges, 2004, 2005 ; Townsend *et al.*, 2004) s'accordent pour dire que ce groupe est diphylétique, la famille des *Dibamidae* étant distincte de celles des *Gekkonidae* et des *Pygopodidae*, sœurs l'une de l'autre ; ces deux groupes occupent la position la plus basale de l'ordre des squamates.

Vidal et Hedges (2004, 2005) considèrent par ailleurs que la famille des *Dibamidae* est basale de l'autre classe avec des supports, respectivement, moyens (bs MP = 69% ; pp = 68% ; non supporté par les arbres ML et ME) et forts (bs ML = 96% ; pp = 100%). Dans leur résumé des relations trouvées dans leur étude, Townsend *et al.* ([255]) ne résolvent pas les positions respectives des deus groupes.

La polyphylie des *Gekkota* tels qu'actuellement définis par l'EMBL Reptile Database ([D]) est cohérente avec les études morphologiques, qui placent en général les *Dibamidae* comme sœur des *Amphisbaenia*, formant une classe sœur des autres *Gekkota*, lesquels sont rapprochés des *Xantusiidae* (Lee, 1998, 2000, 2005). Dans les analyses ostéologiques n'incorporant pas de fossiles, les *Dibamidae* sont toujours sœurs des *Amphisbaenia*, et rapprochés des serpents (Lee, 1998, 2005). Les nombreuses analyses de Caldwell (1999) ne sont pas toujours très bien résolues et les résultats sont très variables. En particulier, la monophylie des *Gekkota* est autant supportée qu'elle est infirmée.

La monophylie de l'infra-ordre, tel qu'actuellement défini par l'EMBL Reptile Database ([D]), était supportée par un certain nombre de synapomorphies (se reporter à Lee, 1998, 2000 pour le détail de ces synapomorphies et apomorphies). Les *Gekkota* sont en général des reptiles nocturnes, portant de gros yeux à la pupille verticale, aux paupières fusionnées en une lunette transparente, nettoyées par des coups d'une langue spécialisée (caractère comportemental assez caractéristique) ; la plupart des membres ont des coussinets aux doigts leur permettant d'escalader des surfaces lisses et verticales ; ce groupe vocalise beaucoup, avec un répertoire parfois aussi varié que celui des grenouilles, en liaison avec un larynx et des structures auditives bien développés ; de plus, contrairement à la très grande majorité des squamates, les *Gekkota* ont une taille de couvée très réduite, souvent limitée à un ou deux œufs (Lee *et al.*, 2004).

Vidal et Hedges (2005) considèrent cette séparation de l'infra-ordre en deux lignées indépendantes et la position respective et basale de ces deux classes comme tout à fait probables. En particulier, tous les squamates à l'exclusion des *Dibamidae* ont une langue plus ou moins fourchue, raison pour laquelle ils proposent le nouveau nom de ***Bifurcata*** pour l'ensemble des squamates après la spéciation des *Dibamidae* (Vidal et Hedges, 2005). La

seule exception est retrouvée chez les *Chamaeleonidae* – les caméléons – dont on pense qu'ils ont perdu cette furcation au profit d'une langue hautement spécialisée dans la préhension des proies.

Par ailleurs, tous les squamates non « *Gekkota* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) ont en commun la possession d'une unique dent de l'œuf, raison pour laquelle Vidal et Hedges (2005) proposent le nouveau nom d'***Unidentata*** pour cette classe. Enfin, Vidal et Hedges (2005) proposent de renommer les ***Gekkota*** afin de n'inclure que les deux familles *Gekkonidae* et *Pygopodidae*. Notons que la position basale des « *Gekkota* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) correspond à la distinction faite entre les *Scleroglossa* (tous les squamates non-*Iguania*) et les *Autarchoglossa* (tous les squamates non-*Iguania* et non-« *Gekkota* »). Toutes ces modifications sont résumées dans l'arbre de la figure 15.

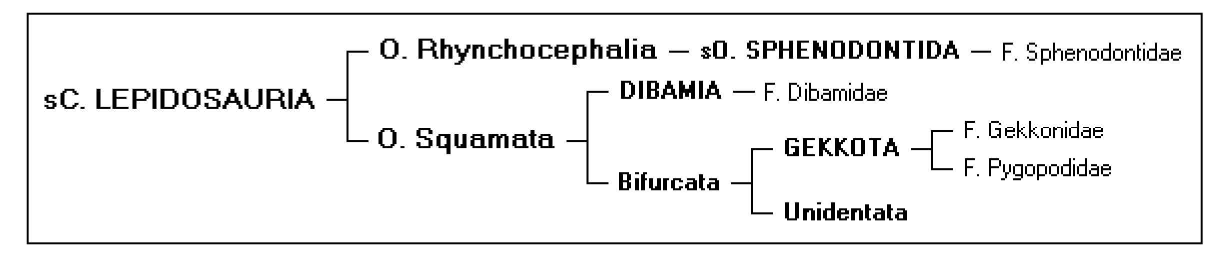


Figure 15. Relations basales au sein des *Lepidosauria*. Les différents ordres sont inchangés, les *Gekkotas* sont renommés pour exclure les *Dibamidae* ; les noms de *Dibamia*, *Bifurcata* et *Unidentata* sont nouveaux, proposés par Vidal et Hedges (2005). Se reporter au texte correspondant pour une légende plus précise. Les abréviations sC., O., sO. et F. désignent respectivement une sous-classe, un ordre, un sous-ordre et une famille.

II-2-3-2-2 – *Scincomorpha* et *Amphisbaenia*

L'EMBL Reptile Database ([D]) reconnaît actuellement 7 familles à l'infra-ordre des *Scincomorpha* : les *Cordylidae*, les *Gerrhosauridae* (souvent considérés comme sous-famille de la première), les *Gymnophthalmidae*, les *Teiidae*, les *Lacertidae*, les *Scincidae* et les *Xantusiidae*. Ce groupe est le plus diversifié et le plus typique des lézards, caractérisé par des reptiles allongés et de petite taille ; la plupart sont agiles, cryptiques, s'abritant souvent au sein de recoins pierreux (Lee *et al.,* 2004). La majorité des caractères qui les défini est aussi partagée par d'autres groupes de squamates, ce qui jette le doute sur la monophylie de ce groupe.

Des études morphologiques détaillées réfutent assez facilement la monophylie de l'infra-ordre : les *Xantusiidae* sont en général sœurs d'une classe formée par les *Gekkota*, les *Dibamidae* et les *Amphisbaenia* (Lee, 1998, 2000, 2005) ; les *Teiidae*, les *Gymnophthalmidae* et les *Lacertidae* forment généralement une classe, cette dernière famille étant sœur des deux autres (Lee, 1998, 2000, 2005) ; la dernière lignée est représentée par les *Cordylidae* et les *Scincidae* (Lee, 2000, 2005 ; non-résolue par Lee, 1998). Ces deux dernières lignées sont parfois rapprochées pour former un groupe monophylétique (Lee, 2000 mais faiblement supporté, ou construction par les seuls tissus mous de Lee, 2005). Seule l'étude de Caldwell (1999) supporte parfois la monophylie de cet infra-ordre.

En revanche, les trois études moléculaires (Vidal et Hedges, 2004, 2005 ; Townsend *et al*., 2004) s'accordent sur le fait que cet infra-ordre est polyphylétique, formé de trois lignées bien distinctes : les *Scincidae*, *Xantusiidae* et *Cordylidae* (incluant les Gerrhosauridae) se détachant en position basale des *Unidentata*, les *Teiidae* et *Gymnophthalmidae* étant sœurs l'une de l'autre, et communément sœurs de la classe que forment les *Lacertidae* avec les

amphisbènes. L'intégralité de ces relations est parfaitement supportée dans les 3 études (Vidal et Hedges, 2004, 2005 ; Townsend *et al.*, 2004).

Vidal et Hedges (2005) ont proposé le nouveau nom de ***Scintiformata*** pour la première classe (à ne pas confondre avec l'infra-ordre actuellement reconnu des « *Scincomorpha* » ; [D]), groupe homogène de lézards se rapprochant des scinques. Vidal et Hedges (2004) placent les *Cordylidae* comme taxon basal de ce nouveau groupe, mais les relations ne sont pas bien supportées (bs MP < 50% ; pp < 50%). En revanche, Vidal et Hedges (2005) supportent fortement la position basale des *Scincidae* (bs ML = 94% ; pp = 100%), relation supportée dans toutes les analyses de Townsend *et al.* (2004), à l'exception d'une construction qui place les *Cordylidae* et les *Xantusiidae* comme classe la plus basale des squamates (cette relation n'étant pas supportée par les indices statistiques).

Vidal et Hedges (2005) proposent pour les reptiles restants le nouveau nom d'***Episquamata***, en liaison avec la position dérivée de ce groupe au sein des squamates. Ce groupe se caractérise notamment par un organe de Jacobson dont l'épithélium est particulièrement développé (Vidal et Hedges, 2005). Dans toutes les analyses moléculaires (Vidal et Hedges, 2004, 2005 ; Townsend *et al.*, 2004), une lignée se détache de ce groupe, toutes les familles de *Scincomorpha* restantes étant rassemblées avec les amphisbènes selon l'association ((*Lacertidae*, *Amphisbaenia*) (*Teiidae*, *Gymnophthalmidae*)). Cette association est très fortement supportée dans toutes les analyses, à l'exception d'une analyse dans l'étude de Townsend *et al.* (2004) où les *Gekkota* s'intercalent entre les deux paires de taxons comme sœur de la classe (*Lacertidae*, *Amphisbaenia*) ; cette association n'est pas supportée par les indices statistiques.

La classe regroupant les *Teiidae* et les *Gymnophthalmidae* reçoit le nouveau nom de ***Teiformata***, la classe ne comprenant que les *Lacertidae* celui de ***Lacertiformata***, et celle composée des *Amphisbaenia* et des *Lacertidae* celui de ***Lacertibaenia***, contraction des noms des deux groupes qui le composent (Vidal et Hedges, 2005). L'ensemble de ce groupe constitue la nouvelle classe des ***Laterata***, nom proposé (Vidal et Hedges, 2005) par égard aux écailles en forme de tuile qui forment les anneaux des *Amphisbaenia* et qui sont également présentes sur la face ventrale des *Lacertiformata* et des *Teiformata* (même si de telles écailles sont également présentes chez les *Xantusiidae* et certains *Anguimorpha*, comme le précisent Vidal et Hedges, 2005).

Notons que Vidal et Hedges (2004) placent le genre *Rhineura*, souvent séparé de la famille des *Amphisbaenidae* en une famille séparée (les *Rhineuridae* ; [D]), comme sœur des *Lacertidae*, cette association étant moyennement supportée (bs MP = 80% ; pp = 99%). Par ailleurs, Townsend *et al.* (2004) considèrent ce genre comme un *Lacertidae*. Ces deux résultats sont étonnants dans la mesure où les amphisbènes sont très homogènes morphologiquement : membres et ceintures fortement réduits ou absents, corps généralement annelé avec une queue courte, adapté à un mode de vie exclusivement fouisseur ([D]), muscles arrangés en anneaux sur toute la longueur du corps, et présence d'un os unique, l'orbitosphénoïde ; leurs yeux comptent parmi les plus dégénérés des vertébrés (Lee *et al.*, 2004). Dans l'étude de Vidal et Hedges (2005), les *Rhineuridae* sont également séparés des *Amphisbaenidae*, en position basale du groupe. Une attitude conservative est adoptée pour le moment, considérant ce genre comme un amphisbène. L'ensemble de ces relations est résumé en figure 16.

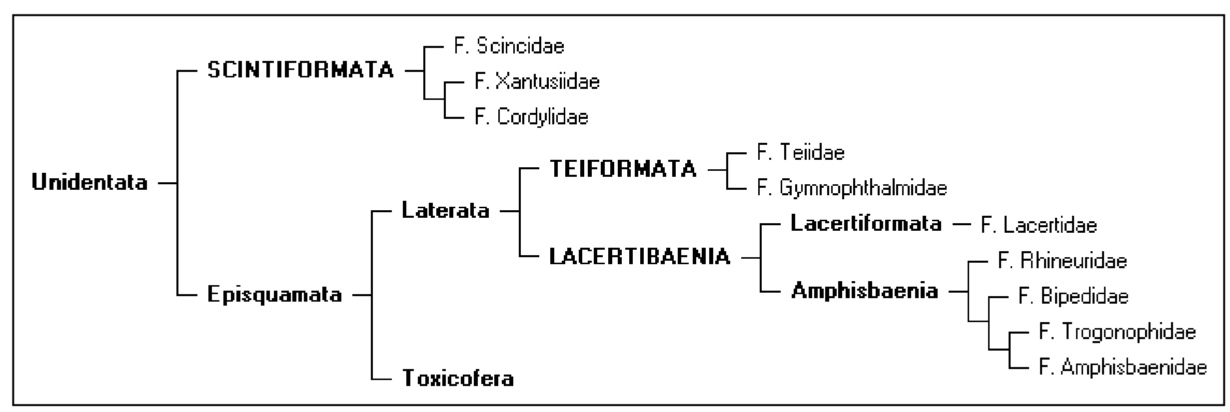


Figure 16. Positions respectives des familles de « *Scincomorpha* » et d'*Amphisbaenia*. Dans cet arbre, tous les noms de taxons supra-familiaux, à l'exception des *Amphisbaenia*, sont nouveaux, proposés par Vidal et Hedges (2005). Se reporter au texte pour une légende plus précise. L'abréviation F. désigne des familles.

II-2-3-2-3 – Nouveau groupe des *Toxicofera*

Après avoir placé les familles constituant les *Gekkota*, les *Scincomorpha* et les *Amphisbaenia*, ne restent plus dans la classification reconnue par l'EMBL Reptile Database ([D]) que 4 groupes que sont le vaste infra-ordre des *Iguania*, les infra-ordres des *Diploglossa* et des *Varanoidea* regroupés sous le nom d'*Anguimorpha*, ainsi que le sous-ordre des *Serpentes*. Il avait ainsi déjà été prouvé par des études moléculaires que les serpents, contrairement à un fait largement accepté, n'appartenaient pas aux « *Anguimorpha* » mais constituaient leur propre groupe (se reporter à Vidal et Hedges, 2005 pour la bibliographie correspondante).

II-2-3-2-3-1 – Monophylie

Il est facile de comprendre, vu ce qui a déjà été dit sur la phylogénie morphologique des squamates, que ce groupe ne correspond absolument pas aux analyses morphologiques. Toutes en effet plaçaient les *Iguania* comme taxon basal de l'ordre des *Squamata*. Il avait par ailleurs été montré que, lorsque l'on s'affranchissait des caractères suspects de convergence (c'est-à-dire en retirant de l'étude les autres taxons apodes, en n'étudiant pas seulement des caractères morphologiques, ou en incluant des taxons fossiles), les serpents se groupaient au sein des *Anguimorpha* (raison pour laquelle ils étaient inclus dans la première définition de ce taxon), en général comme taxon frère des *Varanidae*, représentés par l'actuel genre *Varanus* (cf. II-2-2-3).

Dans les trois analyses moléculaires (Vidal et Hedges, 2004, 2005 ; Townsend *et al.*, 2004), les *Iguania*, les *Anguimorpha* et les *Serpentes* forment tous trois des groupes monophylétiques, et forment ensemble la classe sœur des *Laterata* dont il était question dans la partie précédente. Ce groupe reçoit un excellent support statistique : bs MP = 60% et pp = 100% dans l'étude de Vidal et Hedges (2004), bs ML et pp de 100% deux ans plus tard (Vidal et Hedges, 2005), et les 6 analyses de Townsend *et al.* (2004), si elles sont rarement supportées par de bonnes « bootstraps values » dans les analyses MP, le sont toutes par des « posterior probabilities » d'au moins 95%. Il est d'ailleurs étonnant que les auteurs (Townsend *et al.*, 2004) n'aient pas tenu compte de ce fait lors du récapitulatif des relations supérieures des squamates : dans leur figure 8, les *Scintiformata* sont sœurs d'une polytomie regroupant les *Laterata*, les *Serpentes*, les *Iguania* et les *Anguimorpha*.

Des preuves moléculaires indépendantes semblent donc supporter parfaitement la validité du nouveau taxon des ***Toxicofera***. Ce nom a été proposé (Vidal et Hedges, 2005) en référence au fait que les membres de ce groupe possèdent tous des glandes orales séreuses à toxines, argument supplémentaire pour la validité de ce groupe. On peut y voir la preuve d'une origine précoce et unique de l'apparition des glandes séreuses à venin dans ce groupe (plutôt qu'une origine indépendante pour les serpents et les hélodermes/anguimorphes) (Vidal et Hedges, 2005). Il est toutefois essentiel de préciser que, comme l'indique la figure 17 (page suivante), la position de ces glandes est différente dans ces deux groupes (Lemire, 2006).

Par ailleurs, le terme générique utilisé de « glande à toxines » ne présage rien de leur utilisation. En particulier, il faut bien faire la différence entre les glandes rictales, dont on a montré que les sécrétions (séreuses) avaient une action toxique, et les glandes dites à venin et/ou dentales, pour lesquelles il existe un système d'inoculation associé (Underwood, 1997). Les premières sont présentes chez tous les serpents, alors que les secondes sont propres aux serpents supérieurs dits *Colubroidea*.

Le terme de « glande de Duvernoy » a été longtemps utilisé pour désigner des glandes dentales des serpents autres que celles des élapidés et vipéridés (Underwood, 1997). Toutefois, de nombreuses preuves concordent pour parler dans les mêmes termes de ces glandes et, donc, à supprimer le terme de glande de Duvernoy (voir notamment la discussion de Fry *et al*., 2003). Celui-ci est toutefois mentionné ici car récurrent dans la bibliographie ayant trait aux serpents supérieurs, et a été volontairement laissé dans la figure 17 (page suivante) afin de représenter cette démarcation, restée longtemps en vigueur. Enfin, il est important de bien faire la différence entre des sécrétions toxiques, c'est-à-dire dont l'activité toxique a été démontrée expérimentalement, par injection à des souris par exemple, et un venin, dont le rôle est de subjuguer les proies (Underwood, 1997).

Si la monophylie des *Toxicofera* est parfaitement supportée par les données moléculaires, la relation entre les trois groupes qui les constituent restent encore largement ambiguës. Ainsi, Vidal et Hedges (2004) placent les *Anguimorpha* comme groupe basal du trio, alors que les mêmes auteurs considèrent plus tard (Vidal et Hedges, 2005) qu'ils sont frères des *Iguania*, laissant la place de groupe basal aux serpents. Aucune de ces deux relations n'est fortement supportée par les indices statistiques. Les 6 analyses de Townsend *et al*. ([255]) n'apportent pas plus de support pour l'une ou l'autre de ces deux hypothèses, ni pour la troisième qui placerait les *Iguania* comme groupe basal des *Toxicofera* : la branche conduisant à la séparation des deux lignées basales est en général très courte, voire dans certains cas, virtuelle. En terme d'évolution, ceci pourrait signifier que la spéciation de ces trois groupes s'est faite sur une période très courte (Townsend *et al*., 2004). C'est pourquoi les relations supérieures des *Toxicofera* sont considérées ici comme non résolues.

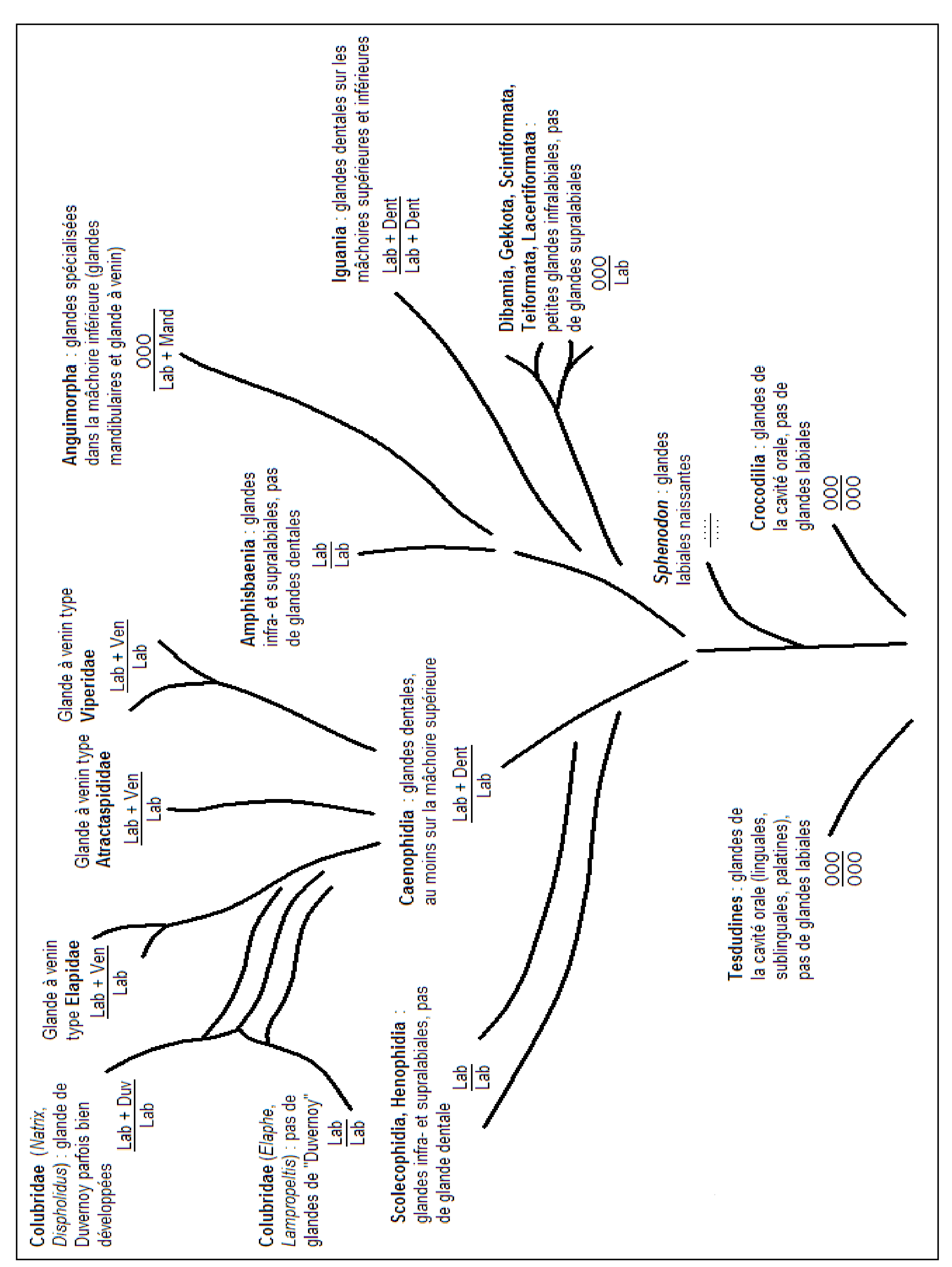


Figure 17. Evolution supposée des glandes salivaires des reptiles non-oiseaux. Traduite d'après Lemire (2006). Les taxons indiqués tiennent compte des modifications apportées précédemment. Le genre *Sphenodon* a plusieurs petites glandes tubulaires le long du plafond de la cavité buccale. Les *Iguania* ont des glandes dentales et des glandes labiales inférieures et supérieures bien développées. Quelques autres lézards ont des glandes supérieures. Les *Anguimorpha* ont des glandes infralabiales particulièrement bien développées. Les varanoides ont également des glandes mandibulaires, parmi lesquels on retrouve la glande à venin du genre *Heloderma*. Les *Scolecophidia* ont des glandes muqueuses infralabiales et des glandes muqueuses et sereuses supralabiales (Underwood, 2002).

II-2-3-2-3-2 – Classe des *Anguimorpha*

Les *Anguimorpha* sont des prédateurs de taille moyenne à grande, incluant les deux espèces de monstre de Gila aussi bien que le dragon de Komodo ou les anciens mosasaures. Tous sont caractérisés par la façon particulière dont sont remplacés les dents et par une langue rétractile profondément fourchue, utilisée pour la chémoréception. La plupart ont des mâchoires inférieures très flexibles et de grandes dents acérées, en liaison avec la consommation de proies de grandes tailles, caractère également partagé par les serpents (Lee, 2002).

La monophylie des ***Anguimorpha*** est bien supportée par de nombreux caractères morphologiques : attaches pariétales absentes, dépressions pariétales (quand elles sont présentes) en forme de drap, *crista prootica* réduite, foramens hypoglossal et jugulaire coalescents ou très proches de l'être, ouverture de l'organe de Jacobson fermée par le maxillaire et le vomer, septum intra-mandibulaire bien développé, plaque subdentale réduite ou absente, dents de remplacement postérolinguales aux dents fonctionnelles, *intercentra* cervicaux fusionnés au *centra* précédent, perte du deuxième arc branchial (Lee, 1998) ; cartilage paraseptal du crâne réduit, présence du muscle géniomyoïde de la gorge, noyau sphérique du cerveau bien développé, encoche choanale du palais courte, présence d'une glande mandibulaire de Gabe, langue fourchue sur au moins 10% de sa longueur, rétraction de la pointe de la langue dans son corps, papilles du corps de la langue avec une extrémité épithéliale pointue, poumons traversés de bronches intrapulmonaires, glandes cloacales dorsales présentes dans les deux sexes (Lee, 2000).

Ce groupe est retrouvé dans les études morphologiques (Lee, 1998, 2000, 2005), et dans une certaine mesure par Caldwell (1999), même si les positions respectives de *Xenosaurus, Shinisaurus* et des *Anguidae* y sont plus variables.

Les études moléculaires supportent assez bien la séparation basale des *Anguimorpha* en deux lignées : *Varanus* (seul genre des *Varanidae*) et *Shinisaurus* (un des deux genres de *Xenosauridae*, constituant seul la sous-famille des *Shinosaurinae*) d'un côté, les genres *Heloderma* (seul genre des *Helodermatidae*) et *Xenosaurus* (second genre des *Xenosauridae*, constituant seul la sous-famille des *Xenosaurinae*) rassemblés avec les *Anguidae* de l'autre (Vidal et Hedges, 2004 ; Towsend *et al.*, 2004). L'étude de Vidal et Hedges (2005) n'a inclus que trois de ces familles mais supporte également la séparation basale de *Varanus* de la paire *Heloderma*/*Anguidae*. Seule l'étude de Townsend *et al*. (2004) a inclus le genre *Lanthanotus*, seul représentant de la famille des *Lanthanotidae*, et le considère comme un *Varanidae* (toutes les constructions supportent fortement l'association des *Lanthanotidae* et des *Varanidae*). Dans les études de Vidal et Hedges (2004) et de Townsend *et al*. (2004), les *Annielidae* (monotypiques par le genre *Anniella*) sont « synonymés » aux *Anguidae* desquels ils sont généralement frères (sinon inclus aux *Anguidae*).

Ces associations, à l'exception du rapprochement de *Varanus* et de *Lanthanotus*, ne correspondent pas aux groupes morphologiques reconnus (Caldwell, 1999 ; Lee, 1998, 2000, 2005). En particulier, l'étude moléculaire de Townsend *et al*. (2004) sépare nettement les deux sous-familles de *Xenosauridae*, comme l'étude morphologique de Forstner *et al*. (1995), mais contre leur union retrouvée par Lee (2005).

La monophylie des deux infra-ordres reconnus par l'EMBL Reptile Database apparaît donc douteuse. En particulier, les positions respectives des genres *Varanus* et *Heloderma* supporte très fortement la polyphylie des *Varanoidea*. La position respective des genres *Xenosaurus* et *Shinisaurus*, investigées par un faible nombre d'études, est tout de même légèrement en faveur d'une scission de la famille des *Xenosauridae*, rendant du même coup l'infra-ordre des *Diploglossa* polyphylétique.

II-2-3-2-3-3 – Classe des *Iguania*

Le groupe des ***Iguania***, reconnu comme infra-ordre par l'EMBL Reptile Database ([D]), est l'un des rares dont la composition ne soit pas modifiée par les récents apports de la phylogénie génétique. Il a déjà été question de sa monophylie « morphologique » dans la partie II-2-1-1. Ce groupe est retrouvé exactement avec la même composition par toutes les études moléculaires (Vidal et Hedges, 2004, 2005 ; Townsend *et al*., 2004) ; même la modeste étude de Forstner *et al*. (1995) supporte sa monophylie en groupant ensemble les deux genres *Sceloporus* et *Cyclura*.

Par ailleurs, toutes les études incorporant des représentants des 3 familles d'*Iguania* (Caldwell, 1999 ; Lee, 1998, 2000, 2005 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Townsend *et al*. 2004) les séparent en (*Iguanidae* (*Chamaeleonidae*, *Agamidae*)). Ces deux lignées sont identifiables à leur dentition : les *Iguanidae* ont une dentition pleurodonte, alors que les deux autres ont une dentition acrodonte, raison pour laquelle elles ont été regroupées sous le nom d'***Acrodonta*** (Lee *et al*., 2004). Certaines analyses de Townsend *et al.* (2004) font d'ailleurs des *Iguania* un groupe polyphylétique par la séparation de ces deux lignées, mais ces constructions sont toujours réfutées par un test statistique spécifique.

Ce groupe des *Acrodonta* peut se diagnoser par l'absence de l'os postfrontal, le contact entre les os palatins le long de l'ensemble de la ligne médiane, l'absence de dépression ventrale sur le ptérygoïde, la dentition marginale de type acrodonte, l'absence de dents de remplacement, l'absence de septum d'autotomie caudale, les osselets scléриques au nombre de 13 ou moins (Lee, 1998), le muscle retracteur latéral dorsal de l'hémipénis situé dans la gaine, les membres pelviens innervés par les nerfs interosseux, les papilles réticulées couvrant l'ensemble de la langue, les glandes cloacales ventrales absentes au moins chez les femelles (Lee, 2000).

La situation des *Iguania* est donc bien éloignée de celle proposée notamment par la morphologie de la langue (cf. II-2-1-1). Ceci est un parfait exemple illustrant que l'arbre MP n'est pas toujours le meilleur. En effet, la nutrition par une langue musculeuse correspondait bien à la position basale des *Iguania*, lesquels étaient ainsi rapprochés des rhynchocéphales, ce qui ne supposait qu'un unique événement d'apparition d'une « langue dure » et de la nutrition par les dents et les mâchoires (coût de 1, illustré sur la figure 18a ; cf. I-3-2-1).

La position dérivée des *Iguania*, supportée par de fortes preuves moléculaires, suppose en revanche l'apparition indépendante de la langue musculeuse chez les rhynchocéphales, chez qui elle désigne le caractère ancestral (caractère plésiomorphique), et chez les *Iguania*, où elle est une évolution secondaire d'un caractère dérivé (caractère apomorphique). Cette dernière construction a un coût de 2, c'est-à-dire plus élevé que l'arbre de parcimonie maximale (illustré en figure 18b).

Vraisemblablement, les *Iguania* ont secondairement perdu la dentition caractéristique des autres *Toxicofera* avec l'acquisition secondaire d'une langue musculeuse, en parallèle du passage d'un repérage des proies par la vision et l'olfaction (par l'organe voméronasal) à un repérage uniquement visuel. Les *Iguania* sont ainsi passés de la position de squamates basaux (parfois même considérés comme primitifs) à celle de groupe évolué et très spécialisé. Cette hypothèse est d'ailleurs plus en accord avec leur diversité (1432 espèces, soient 18% de tous les squamates ; [D]) (Vidal et Hedges, 2005).

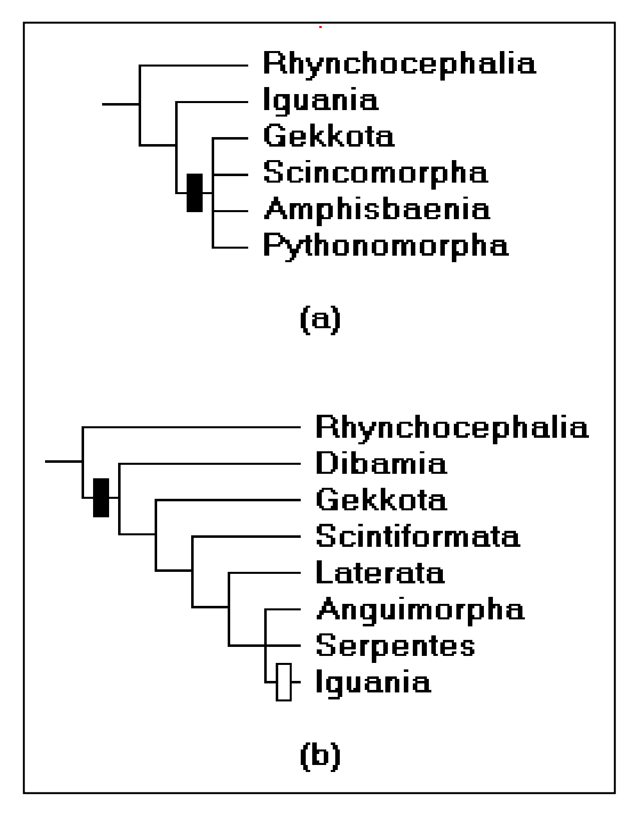


Figure 18. Langue des *Lepidosauria* et position phylogénétique des *Iguania*. Sont figurées la position phylogénétique des *Iguania* d'après les études morphologiques **(a)** et moléculaires **(b)**. Les rectangles noirs situent l'apparition de l'apomorphie de la langue non-musculeuse, le rectangle blanc désigne sa perte secondaire.

II-2-3-2-3-4 – Classe des *Serpentes*

Toutes les études s'accordent sur la monophylie du sous-ordre des serpents. Ceci concerne aussi bien les études morphologiques (Caldwell, 1999 ; Lee, 1998, 2000, 2005) que les études moléculaires (Forstner *et al.*, 1995 ; Vidal et Hedges, 2004, 2005 ; Townsend *et al.,* 2004). Ce groupe inclus aussi bien des serpents aveugles vermiformes (plus que serpentiformes) que des constricteurs géants ou les mortels mambas, cobras et autres serpents marins ou corail. Ils sont caractérisés par la fusion des paupières en une lunette transparente, la perte des orifices auditifs externes, une langue rétractile et fourchue et un corps apode allongé ; leur tronc est long de 140 à 600 vertèbres, soient beaucoup plus que le plus allongé des lézards (Lee, 2002).

La monophylie des serpents est assurée par les caractères suivants, retrouvés chez aucun autre lépidosaurien, mais présents chez tous les serpents (sauf cas isolés imputés à des pertes ou des évolutions secondaires) : processus descendant du frontal en contact avec le sphénoïde ; rebords descendants du pariétal enfermant le ganglion trijéminal et la branche ophtalmique du nerf trijumeau (chez les autres lépidosauriens, ces bords recourbés sont absents ou, quand ils sont présents, n'enferment pas ces structures) ; *crista circumfenestralis* présent autour de la base des étriers, abritant une extension du système périlymphatique (secondairement perdu chez les *Anomalepididae*) ; l'os post-orbital est pourvu d'un long processus ventral qui forme seul le bord postérieur de l'orbite ; articulation mobile entre le septo-maxillaire et le maxillaire ; position médiale du vomer par rapport au palatin ; chaque os palatin est pourvu d'un long processus transverse, qui touche presque sa contrepartie au niveau du plan médian ; os dentaire percé de deux foramens mentaux, ou moins (évolution secondaire chez certains madtsoiidés, chez *Acrochordus* et dans un petit nombre de *Colubroidea*, qui possèdent plus de 3 foramens) ; dents ankylosées sur les montures de petites alvéoles (chez les autres lépidosauriens, quand ces alvéoles sont présentes, les dents y sont

profondément ancrées) ; épiphyses absentes du squelette axial et appendiculaire ; membres et ceinture thoraciques complètement disparues (même chez les lézards apodes, on peut encore en reconnaître des vestiges) ; le maxillaire ne se superpose que très peu, voire pas du tout, sur la surface latérale du préfrontal ; les trabécules crâniens sont partiellement (*Scolecophidia*) ou complètement (*Alethinophidia*) séparés dans la région orbitale ; rétine équipée de cônes fonctionnels présents en grand nombre ; corps ciliaires de l'œil dépourvu de muscles ; vésicule biliaire déportée très en arrière du foie, auquel est elle reliée par un long canal cystique ; arcs aortiques droits nettement plus développés que les gauches ; rein droit nettement antérieur au rein gauche (Lee et Scanlon, 2002) ;

Lee (1998) et Caldwell (1999) précisent les caractères unissant les serpents suivants : absence d'os lacrymal, suture frontopariétale complexe et non-rectiligne, le frontal n'entre pas dans le bord de l'orbite, absence de foramen pinéal, table pariétale réduite à une crête sagittale, rameau suspenseur du pariétal fortement réduit, arche temporale supérieure incomplète, position superficielle du supra-temporal par rapport au pariétal, crête tympanique absente, dépression du pariétal contactant le parabasisphénoïde, foramens optiques fermés par les os frontaux, foramens trigéminaux fermés par le pariétal, position postérieure plutôt que ventrale du supraoccipital par rapport au pariteal, fenêtre post-temporale fermée, ouverture de l'organe de Jacobson fermée par les os vomer et septomaxillaire, vomer situé médialement au palatin, contact mobile et non soudé entre le palatin et le vomer, bord postérieur de l'os dentaire avec une encoche surangulaire profonde, os surangulaire, articulaire et préarticulaire fusionnés, dents palatines aussi longues que les dents maxillaires, 120 vertèbres présacrales (précloacales) ou plus, au moins une paire de côtes sacrales/cloacales fourchues (Lee, 1998) ; bord antéroventral de l'orbite formé par le maxillaire, avec l'os jugal confiné à la surface médiale du maxillaire, os jugal réduit ou absent, barre postorbitale incomplète, squamosal absent, epiptéygoide absent, position postérolinguale des dents marginales, les dents pivotent pour se mettre en position, os postorbital plus court que la moitié du bord postérieur de l'orbite (Caldwell, 1999).

Notons par ailleurs que certains caractères rapprochent les serpents des *Iguania* : une origine gondwanienne commune (démontrée par la phylogéographie), des homologies chromosomiques, crâniennes, vertébrales, de l'oreille interne, des glandes orales et par l'absence de vessie (Vidal et Hedges, 2004). L'ensemble des relations supérieures au sein de ces *Toxicofera* est résumé en figure 19.

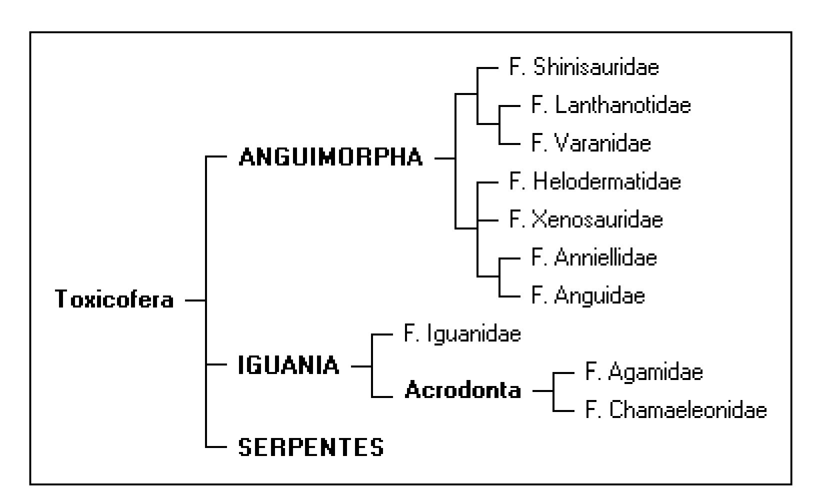


Figure 19. Relations supérieures au sein des *Toxicofera*. Au sein des *Toxicofera* (nouveau nom ; Vidal et Hedges, 2005), les seuls changements taxonomiques concernent les infra-ordres des *Varanoidea* et des *Diploglossa*, tous deux synonymés au groupe des *Anguimorpha*. L'abréviation F. désigne des familles.

II-2-3-3 – Résumé des changements taxonomiques

Les récentes études moléculaires portant sur la phylogénie des squamates ont proposées des associations inédites, jamais identifiées par les études strictement morphologiques. Ces associations sont souvent fortement voire très fortement supportées (statistiquement) par un nombre croissant d'études indépendantes portant sur des gènes dont l'indépendance évolutive est admise. Toutes ces preuves convergentes concordent à accepter la classification proposée par Vidal et Hedges (2005).

L'infra-ordre des « *Gekkota* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) est diphylétique, les *Dibamidae* se positionnant en position basale de tous les autres squamates, unis notamment par une langue au moins légèrement fourchue (à l'exception des *Chamaeleonidae*, dont on considère qu'ils ont secondairement perdu cette apomorphie) : Vidal et Hedges (2005) propose donc les nouveaux noms de ***Dibamia*** et ***Bifurcata*** pour ces deux classes, respectivement.

L'autre lignée des « *Gekkota* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) est monophylétique, deuxième classe à diverger des squamates. Les reptiles restants sont unis par la possession d'une seule dent de l'œuf. Les ***Gekkota*** sont donc renommés afin d'exclure les *Dibamidae*, et le nouveau nom d'***Unidentata*** est proposé pour décrire les squamates non-*Dibamia* et non-*Gekkota* (Vidal et Hedges, 2005).

L'infra-ordre des *Scincomorpha* est également polyphylétique : une classe formée des *Xantusiidae*, des *Scincidae*, des *Gerrhosauridae* et des *Cordylidae* se détache en position basale des *Unidentata*. Cette classe, rassemblant un groupe homogène et typique de scinques, reçoit le nouveau nom de ***Scintiformata*** ; les squamates restants, en raison de leur position dérivée au sein de l'ordre, sont nouvellement appelés ***Episquamata*** (Vidal et Hedges, 2005).

Cette classe des *Episquamata* est composée de deux lignées. La première rassemble, avec les amphisbènes, les familles de l'infra-ordre des « *Scincomorpha* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) qui n'ont pas été incluses à la nouvelle classe des *Scintiformata*. En raison de caractères particuliers de certaines écailles en forme de tuile, cette classe reçoit le nouveau nom de ***Laterata*** (Vidal et Hedges, 2005). La seconde lignée d'*Episquamata* rassemble les infra-ordres des *Diploglossa*, des *Varanoidea* et des *Iguania* (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) ainsi que le sous-ordre des *Serpentes*. Ces reptiles sont notamment unis par la possession de glandes orales à toxines, raison pour laquelle Vidal et Hedges (2005) proposent pour cette lignée le nouveau nom de ***Toxicofera***.

La classe des *Laterata* est séparée en deux lignées. La première rassemble les familles de *Gymnophthalmidae* et de *Teiidae* (appartenant à l'infra-ordre des « *Scincomorpha* » *sensu* EMBL Reptile Database, [D]), que Vidal et Hedges (2005) proposent de rassembler sous le nouveau nom de ***Teiformata***. La seconde unit les *Lacertidae* (dernière famille de l'infra-ordre des « *Scincomorpha* » *sensu* EMBL Reptile Database, [D]), que Vidal et Hedges (2005) proposent d'inclure dans le nouveau groupe des ***Lacertiformata***, et le sous-ordre des *Amphisbaenia*, raison pour laquelle le nouveau nom de ***Lacertibaenia*** est proposé pour cette seconde lignée des *Laterata* (Vidal et Hedges, 2005). La distinction du genre *Rhineura*, mentionnée par l'EMBL Reptile Database ([D]), et retrouvée dans les études de Vidal et Hedges (2004, 2005) et de Townsend *et al.* (2004), valide son élévation au rang de famille (*Rhineuridae*). Son inclusion aux *Lacertiformata* ou aux *Amphisbaenia* étant encore douteuse, une attitude conservative est de rigueur.

Les *Toxicofera* regroupent deux classes dont le statut n'est pas modifié : le sous-ordre des ***Serpentes*** et l'infra-ordre des ***Iguania*** (au sein duquel on reconnaît la distinction entre la famille des *Iguanidae* et la classe des *Acrodonta*). Les deux derniers infra-ordres des « *Lacertilia* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) sont tous deux paraphylétiques, mais forment ensemble la classe des ***Anguimorpha***. Il est suggéré de « synonymer » les noms de *Diploglossa* et de *Varanoidea* avec celui de la classe. Notons la position paraphylétique de *Shinisaurus* par rapport à *Xenosaurus*, justifiant l'élévation de ces deux sous-familles au rang de familles, comme appliqué par Townsend *et al*. (2004). La position du genre *Anniella* rendrait peut-être la famille des *Anguidae* paraphylétique, mais ce résultat est faiblement supporté (Townsend *et al*., 2004) ; aucun changement taxonomique n'est donc proposé pour le moment pour ces deux familles.

II-2-3-4 – Rangs taxonomiques possibles

Dans ces études moléculaires (Vidal et Hedges, 2004, 2005 ; Towsend *et al*., 2004), aucune proposition n'a été faite concernant les rangs de ces nouveaux taxons. Si l'on remarque que les serpents, considérés par l'EMBL Reptile Database ([D]) comme un sous-ordre, sont les seuls à ne pas être concernés par les changements taxonomiques ni par les déplacements phylogénétiques, il me semble cohérent d'élever les *Iguania*, les *Anguimorpha*, les *Teiformata* et les *Lacertibaenia*, situés au même niveau phylogénétique, au rang de sous-ordres.

En procédant ainsi, les classes des *Lacertiformata* et des *Amphisbaenia* pourraient être considérées comme des infra-ordres. La classe des *Acrodonta* pourrait également devenir un infra-ordre, laissant l'infra-ordre auquel appartiennent les *Iguanidae* sans nom (*Pleurodonta* ? ; cf. II-2-1-1). De même, les deux lignées (douteuses toutefois) identifiées d'*Anguimorpha* pourraient recevoir le rang d'infra-ordre, également non nommées, laissant ainsi la possibilité de redéfinir les infra-ordres des « *Diploglossa* » et des « *Varanoidea* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) pour qu'ils représentent des groupes monophylétiques.

La position taxonomique des *Scintiformata*, des *Gekkota* et des *Dibamia* est moins claire. Ceux-ci sont au moins des sous-ordres (car en position basale des *Laterata* et des *Toxicofera* formés de sous-ordres). Ceux-ci pourraient être considérés comme des rangs supérieurs, mais le rang taxonomique communément reconnu des *Squamata* est celui d'ordre ([D]), et ce taxon n'a pas de raisons d'être modifié. Il semble donc plus cohérent de tous les considérer comme des sous-ordres.

On pourrait reprocher à cette proposition le grand nombre de sous-ordres (huit) organisant l'ordre des *Squamata*. Une autre alternative consisterait à élever les classes des *Dibamia*, des *Gekkota*, des *Scintiformata*, des *Laterata* et des *Toxicofera* au rang de sous-ordres, faisant des *Teiformata*, des *Lacertibaenia*, des *Anguimorpha*, des *Iguania* et des *Serpentes* des infra-ordres. Cette proposition aurait l'avantage de ne séparer les squamates qu'en cinq sous-ordres. Toutefois, cette proposition me semble moins souhaitable pour deux raisons : tout d'abord parce que cela modifierait le rang taxonomique d'un groupe majeur des squamates – la classe des serpents – qui n'a été concerné par aucun changement entre les études morphologiques et moléculaires ; ensuite parce que quatre des cinq divisions basales des squamates (les *Dibamia*, les *Scintiformata*, les *Laterata* et les *Toxicofera*) seraient alors composées de groupes nouvellement nommés, pouvant gêner l'identification de ces lignées.

En revanche, l'inclusion des *Anguimorpha*, des *Iguania* et des *Serpentes*, trois des groupes les plus unanimement reconnus au sein des squamates, en tant que divisions basales de ce groupe de reptiles permettrait de rendre à mon avis plus facile l'acceptation des changements taxonomiques proposés par Vidal et Hedges (2005) et la compréhension des relations supérieures des squamates.

Toutefois, je me permets de répéter que le rang taxonomique de ces classes n'a pas été discuté par les auteurs (Vidal et Hedges, 2005), et que les propositions faites ici ne sont pas à considérer comme autre chose que de simples propositions. L'ensemble des changements taxonomiques, des relations supérieures et des rangs taxonomiques ainsi proposés pour la sous-classe des *Lepidosauria* sont présentés dans l'arbre 2 figurant en annexe.

II-3 – Relations supérieures au sein des serpents
(arbre 3)

La monophylie des serpents, tout comme leur inclusion au sein des *Toxicofera*, ne fait guère de doute aujourd'hui. Toutefois, leurs relations restent flous avec les autres espèces de lézards. Les relations étroites proposées avec le genre *Varanus* n'étaient qu'un artefact construit par les études morphologiques, tout comme leur inclusion au sein des *Anguimorpha*. Mais la rapidité présumée des séparations basales des *Toxicofera* ne permet pas de préciser si les serpents sont basaux de ce groupe, liés aux *Iguania* ou plus proches des *Anguimorpha*.

Les relations les plus supérieures du sous-ordre des serpents (*Serpentes*) ont subi de nombreuses modifications, avec diverses créations et suppressions de groupes (voir Ineich, 1995 pour la bibliographie). Trois groupes ont été proposés suite à l'incorporation à la systématique de données paléontologiques (Ineich, 1995), groupes que L'EMBL Reptile Database ([D]) reconnaît en séparant le sous-ordre des serpents en trois superfamilles : celle des ***Scolecophidia*** (ou *Typhlopoidea*) rassemble trois familles de serpents aveugles (« Blind Snakes »), très spécialisés dans un mode de vie fouisseur ; celle des ***Henophidia*** (ou *Boidea*) rassemble un groupe comprenant les constricteurs classiques (dont les genres *Boa* et *Python* sont les représentants les plus connus) ainsi qu'un certain nombre de formes fouisseuses ; et celle des ***Caenophidia***, qui contient tous les serpents dits supérieurs en même temps que toutes les formes venimeuses. Cette dernière est composée des quatre familles classiquement reconnues (*Viperidae*, *Elapidae*, *Colubridae*, *Atractaspididae*), ainsi que de celle des *Acrochordidae* ([D]).

Dans cette classification ([D]), les *Colubroidea* et les *Caenophidia* sont « synonymées ». S'il a déjà été souligné dans la partie I-2-1 que cela ne modifiait rien à la stricte phylogénie, on perd toutefois la distinction nette qu'il peut y avoir entre le genre *Acrochordus* d'un côté, seul représentant de la famille des *Acrochordidae*, et les quatre autres familles de *Caenophidia*.

Dans la suite de cette thèse, et comme accepté par la majorité des publications portant sur la phylogénie des serpents, nous distinguerons donc la superfamille des ***Colubroidea***, rassemblant les quatre familles des *Viperidae*, *Elapidae*, *Colubridae* et *Atractaspididae*, de la superfamille des ***Acrochordoidea***, ne contenant que la famille des ***Acrochordidae***.

II-3-1 – Superfamille des *Scolecophidia*

La superfamille des *Scolecophidia* se compose de 3 familles : les *Anomalepidae*, les *Leptotyphlopidae* et les *Typhlopidae* comportant le genre type (par tautonymie) de la superfamille *Typhlops* ([D]).

Il est aujourd'hui largement admis que les *Scolecophidia*, ainsi définis, forment un ensemble monophylétique situé à la base de la radiation des serpents. La superfamille n'est composée que de serpents fouisseurs aveugles, au mode de vie cryptique, en accord avec cette position basale. Cette dernière est d'ailleurs, au moins en partie, responsable de la solidité de l'hypothèse de l'origine fouisseuse des serpents.

Des études moléculaires telles que celles de Forstner *et al*. (1995), Heise *et al*. (1995), Highton *et al*. (2002), Slowinski et Lawson (2002), Lee et Scanlon (2002), Wilcox *et al*. (2002), Vidal et Hedges (2004) ou Townsend *et al*. (2004) sont en accord avec ces critères morphologiques et écologiques (Ineich, 1995 ; Underwood, 1997 ; Lee et Scanlon, 2002) sur la position basale de ce groupe.

Il est à noter que les deux genres de *Scolecophidia* inclus dans l'étude de Forstner *et al.* (1995) – *Typhlops* et *Leptotyphlops* – ne forment pas un groupe monophylétique, bien qu'ils occupent les positions les plus basales des serpents. Précisons quand même que cette polyphylie n'est supportée par aucun indice statistique : <50%, =55%, <50%, =53% pour les bootstraps MP successifs en utilisant divers « outgroups » (voir également Macey et Verma, 1997 pour la critique de cette étude). De même, Heise *et al*. (1995) placent le genre *Liotyphlops* en position immédiatement dérivée par rapport aux deux genres *Typhlops* et *Leptotyphlops*, mais la « confidence probability » (indice qui exprime la solidité d'un arbre NJ) pour cette distinction n'est que de 67%.

Au contraire, les études de Highton *et al*. (2002), Slowinski et Lawson (2002), Lee et Scanlon (2002), Wilcox *et al.* (2002), Vidal et Hedges (2004) et Vidal et David (2004) supportent toutes bien à très bien la monophylie de ce groupe (précisons quand même que Highton *et al.*, 2002, n'ont inclus dans leur étude que des représentant du genre *Typhlops*, biaisant la monophylie apparente de l'ensemble de la superfamille).

La monophylie de cette superfamille est toutefois communément admise (voir par exemple Ineich, 1995 et [D]). La morphologie homogène de leur corps cylindrique et fin, recouverte d'écailles lisses et brillantes, leur tête anguleuse presque cubique (Heise *et al.*, 1995), ainsi qu'une articulation de la mâchoire qui ne permet que l'ingestion de petites proies (le plus souvent, des fourmis et des termites ; Vidal et David, 2004) sont en faveur de cette monophylie.

Dans une étude morphologique très complète sur la phylogénie des serpents, Lee et Scanlon (2002), en comparant 146 critères du crâne, 25 de la mandibule, 11 de la dentition, 3 de l'appareil hyoïde, 24 critères vertébraux, 3 sur les membres postérieurs et la ceinture pelvienne, 15 sur la musculature, 20 sur les organes viscéraux, 5 sur la palais et la région nasale, 8 critères de morphologie externe, ainsi que 3 critères écologiques, confirment cette monophylie. En réalité, ce groupe est même, et de loin, le plus largement supporté par cette étude (avec notamment un branch support de 32 et une bootstrap value de 100%).

Ce groupe est uni par un processus ascendant du prémaxillaire étendu latéralement pour former une partie du bord dorsal des narines externes, par la présence de multiples foramens prémaxillaires ; un museau sphérique étendu antérieurement aux orbites ; la position antérieure du foramen optique ; un os supratemporal vestigial ou absent ; un os carré faiblement articulé sur la boîte crânienne, fortement incliné antéroventralement, et pourvu d'un processus antéro-stapédial formant un angle très obtus avec la diaphyse ; une fenêtre pour le conduit de l'organe de Jacobson s'ouvrant postéroventralement ; un os ptérygoïde dépourvu de processus ectoptérygoïde mais équipé d'un processus carré fin, en forme de batônnet, qui s'étend postérieurement nettement au-delà de l'articulation quadrato-articulaire ; les *crista cellaris* fortement réduits et les encoches des étriers complètement fermés par le *crista circumefenestralis* ; le bord postérieur de l'os dentaire dépourvu d'une encoche pour former un os composé ; un os splénial non percé d'un foramen ni encoché dorsalement ; un foramen surangulaire postérieur au processus coronoïde ; le faible nombre de dents sur l'os

dentaire et l'absence de dents sur les os palatin et ptérygoïde ; un arc neural de l'atlas avec un processus dorsopostérieur faiblement prononcé voire absent, des condyles vertébraux déprimés et fortement obliques, un foramen subcentral irrégulier, des processus prézygapophyséaux très proéminents, et l'absence d'haemapophyses caudales ; une trachée entrant dans le poumon droit terminal, un poumon gauche complètement absent, des yeux réduits et couverts par des écailles (Lee et Scanlon, 2002).

Dans cette étude (Lee et Scanlon, 2002), les *Typhlopidae* sont fortement associés aux *Anomalepidae* (BS=17, bs=100%), unis par les caractères suivants : maxillaire presque libéré du préfrontal, mobile et largement séparé du prémaxillaire ; maxillaire dépourvu de processus antérieur, de processus palatin et de foramens latéraux ; rangée d'alvéoles orientées transversalement ; processus subolfactifs du frontal séparés ventralement ; rebord dorsolatéral du septomaxillaire participant à la construction du bord des narines externes et pourvu d'une expansion postéromédiale à travers les os frontaux ; os palatin très court avec un processus choanal fin ; os dentaire très court ; os splénial largement exposé latéralement ; processus rétro-articulaire allongé ; bassin réduit à une simple paire de petits éléments osseux, membres postérieurs absents ; présence d'un poumon trachéal.

Cette association, proposée à de nombreuses reprises, a été plus rarement réfutée par l'association des *Leptotyphlopidae* et des *Typhlopidae* (voir Lee et Scanlon, 2002 pour la bibliographie correspondante). En particulier, Heise *et al.* (1995) supportent assez fortement ce groupement, à l'exclusion du genre *Liotyphlops* (*Anomalepidae*), qui d'ailleurs rend le sous-ordre polyphylétique. Les preuves morphologiques (Lee et Scanlon, 2002) me semblent toutefois être largement en faveur de la première hypothèse, et la non-monophylie, pourtant communément admise, des *Scolecophidia* dans l'étude moléculaire de Heise *et al.* (1995) jette le doute sur la validité de l'association proposée.

II-3-2 – Classe des *Alethinophidia*

Les serpents restants après la spéciation des *Scolecophidia* sont unis sous le nom d'***Alethinophidia*** (taxon qui n'a pas de rang bien défini). Cette classe est beaucoup plus diversifiée que la précédente, caractérisée notamment par une libération progressive de la mâchoire, permettant l'ingestion de proies plus grosses, principalement des vertébrés. Cette condition, appelée la macrostomie, est principalement due à une élongation postérieure de l'os supra-temporal, qui couvre l'os carré postérieurement, et par l'élongation dorsoventrale de ce dernier (Vidal et David, 2004).

Cette classe est caractérisée par un certain nombre de synapomorphies : os frontaux pourvus de processus médiaux descendants formant les piliers interolfactifs, os carré formé par un type d'ossification particulier (stylo-hyalin) au niveau de la surface s'articulant avec l'extrémité des étriers, le septomaxillaire se ponte dorsolatéralement avec l'épine postérieure, le nerf voméronasal perce le vomer par un unique foramen de grande taille, lame dorsale postérieure du vomer bien développée, sphénoïde équipé d'une aile dorsolatérale à la frontière entre les os pariétal et prootique, canal vidien ouvert antérieurement sur la face interne de l'aile du sphénoïde, os latérosphénoïde présent et fusionné au prootique, avec des foramens séparés pour le passage des branches maxillaire et mandibulaire du nerf trijumeau, processus coronoïde formé principalement par les composants de la lame surangulaire, éléments constitutifs du premier arc branchial complètement absents, haemapophyses fusionées aux centra des vertèbres caudales, libres distalement et ne formant pas des chevrons, insertion de la partie superficielle du muscle adducteur externe de la mandibule sur l'adducteur externe

profond, présence de deux paires de glandes thymiques (Lee et Scanlon, 2002). On peut ajouter à ces différents critères la possibilité de constriction, propriété privée des *Alethinophidia* (même si secondairement perdu dans un certain nombre de groupes, en particulier chez les serpents venimeux).

A noter que, dans cette étude morphologique (Lee et Scanlon, 2002), le support pour cette classe n'est pas si élevé que l'on pourrait s'y attendre (BS=8 ; bs=84%) . Ceci est à relier à un grand nombre de caractères dérivés qui unissent, par convergence, les formes fouisseuses des *Alethinophidia* avec les *Scolecophidia*.

Toutefois, si la monophylie des *Alethinophidia* ne fait aucun doute (Heise *et al*., 1995 ; Forstner *et al*., 1995 ; Highton *et al*., 2002 ; Slowinski et Lawson, 2002 ; Lee et Scanlon, 2002 ; Wilcox *et al*., 2002 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Townsend *et al*., 2004 ; Vidal et David, 2004), les relations supérieures de ce groupe sont beaucoup plus variables. En particulier, si la monophylie des *Caenophidia* est unanimement acceptée, les relations entre les familles d'*Henophidia* d'une part, de ces familles avec les *Caenophidia*, sont encore sujettes à caution.

II-3-2-1 – Groupe des *Henophidia*

La monophylie de la superfamille des *Henophidia*, tel qu'actuellement définie par l'EMBL Reptile Database ([D]), est globalement faiblement supportée.

Heise *et al.* (1995) rassemblent dans un unique groupe 5 des 6 *Henophidia* de leur étude, le genre *Boa* étant placé comme frère des *Colubroidea*. Toutefois, ce groupe est très faiblement supporté (confidence probability = 52%), comme la position de *Boa* (41%), et inclus en son sein le genre *Acrochordus* qui en est nettement détaché normalement (*vide infra*). Tout ceci concorde à prendre ce regroupement apparent de la majorité des *Henophidia* avec une très grande prudence.

La récente analyse de Vidal et David (2004) placent les *Alethinophidia* comme une polytomie, avec au moins quatre de ces lignées « également sœurs » correspondant à des lignées d'*Henophidia*, le dernière correspondant aux *Caenophidia* (monophylétiques).

En réalité, les analyses placent généralement les *Henophidia* comme une succession de phylums frères conduisant des *Scolecophidia* basaux aux *Caenophidia* terminaux (Slowinski et Lawson, 2002 ; Lee et Scanlon, 2002 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Wilcox *et al*., 2002). La polyphylie des *Henophidia* est également retrouvée dans l'étude de Highton *et al*. (2002), mais celle-ci place les *Boinae* et les *Pythoninae*, deux sous-familles de la famille des *Boidae*, au sein des *Colubroidea*, entre les *Viperidae* et les autres serpents supérieurs. Les associations générales de cette dernière étude (Highton *et al*., 2002) sont toutefois sujettes à caution, dans la mesure où des phylums évidemment distants sont rapprochés (pour une critique objective de cette étude, se référer à Buckley *et al*., 2000).

Les relations au sein des *Henophidia* sont globalement assez peu résolues. Toutefois, on distingue certains regroupements constants.

II-3-2-1-1 *–Anilioidea, Tropidophiidae, Bolyeridae*

Lee et Scanlon (2002) identifient toujours la classe des *Macrostomata*, qui correspondent aux *Alethinophidia* non-anilioïdes. Ce groupe des ***Anilioidea*** (*sensu* Lee et Scanlon, 2002) comprend les trois familles monotypiques des *Aniliidae* (genre *Anilius*), des *Cylindrophiidae* (genre *Cylindrophis*) et des *Anomochilidae* (genre *Anomochilus*), ainsi que la famille des *Uropeltidae*, dont le genre type est *Uropeltis* ([D]).

Tous les membres de ce groupe sont des serpents fouisseurs, assez proches morphologiquement des *Scolecophidia* ([D]) ; ils ont une mâchoire considérée comme primitive, peu mobile, expliquant une communauté écologique pour l'ingestion de proies allongée (anguilles, vers, caeciliens), ingérées par petits morceaux (Lee *et al*., 2004). Leur position basale est donc supportée par des faits écologiques (renforçant d'autant l'hypothèse de l'origine terrestres des serpents). La monophylie de ce groupe n'est toutefois supportée que par un faible nombre de caractères, dont un certain nombre est présent dans d'autres phylums (Lee et Scanlon, 2002). On peut citer parmi ces caractères la présence d'un os carré court et d'un contact entre le pré-maxillaire et le maxillaire chez *Anomochilus*, *Cylindrophis* et les *Uropeltinae* (également trouvé chez *Xenopeltis*) : des comparaisons morphologiques avec les lézards montre qu'il s'agit plutôt d'un caractère ancestral (plésiomorphie), renforçant encore le support de leur position basale (Underwood, 1997). Par ailleurs, les constructions morphologiques (Lee et Scanlon, 2002) identifient ce groupe soit comme une classe, soit comme la succession de 4 taxons successivement sœurs des *Macrostomata*.

La monophylie des ***Macrostomata*** est en revanche très bien supportée dans toutes les analyses morphologiques (Lee et Scanlon, 2002), supportée par un grand nombre d'apomorphies : maxillaire avec un processus dorsal réduit, contact mobile entre le maxillaire et le préfrontal, bord orbital du préfrontal vertical, toit du canal lacrymal formé par la lame horizontale du préfrontal, septomaxillaire non-projeté en avant pour se superposer au maxillaire et/ou à l'extrémité antérieure du maxillaire, fenêtre médiale dans la cupule voméronasale réduite ou absente, processus choanal médial pas ou peu en contact avec le vomer, bord latéral de l'ectoptérygoïde nettement angulé, étriers associés avec la diaphyse du carré et sans processus suprastapédial, os dentaire avec un processus postéromédial exposé, coronoïde dépourvu d'expansion postéroventrale et largement dissimulé latéralement par l'os surangulaire, arcs neuraux avec une profonde ouverture postérieure en V, insertion du muscle adducteur externe superficiel sur la face ventrolatérale de la mandibule, portion antérieure du muscle intermandibulaire antérieur non-recouverte par le muscle génioglosse médialement, écailles ventrales élargies transversalement (Lee et Scanlon, 2002).

Vidal et David (2004) précisent que tous les macrostomates ont des dents marginales allongées, en aiguille, avec une incurvation marquée ; n'ont pas de processus ascendant sur le maxillaire ; présentent une projection nette du maxillaire en arrière du bord de l'orbite par une surface large et aplatie ; ont un *basicranium* en crête ; présentent un processus postérieur terminal libre sur le supratemporal ; le *crista interfenestralis* forme un composant individualisé de la monture ventrale du *crista circumfenestralis* ; et présence d'un processus dentigère postérieur allongé sur l'os dentaire.

En résumé, seules deux de ces apomorphies sont reliées à la « grande bouche » qui à donné à ce groupe son nom.

Les études moléculaires ne supportent pas complètement cette distinction. Ainsi, les diverses analyses de Slowinski et Lawson (2002) proposent, par l'étude des gènes *C-mos* et *cyt b*, différentes association de ces taxons, mais ceux-ci sont généralement regroupés en position basale (comme le suggèrent Lee et Scanlon, 2002), mais également groupés avec les *Tropidophiidae*. Cette association des *Aniliidae* et des *Tropidophiidae* est également retrouvée par Vidal et Hedges (2004) et par Vidal et David (2004) où elle est solidement supportée dans les deux analyses (précisons quand même que ces deux études utilisent les même gènes, à savoir *RAG1* et *C-mos*). Une étude n'incorporant que des gènes mitochondriaux (12S et 16S ; Wilcox *et al*., 2002) place également les *Tropidophiidae* en position basale. Le genre *Casarea* (second genre des *Bolyeridae*) est également associé à ce groupe, mais selon une position très variable en fonction des analyses (Slowinski et Lawson, 2002 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Vidal et David, 2004).

Ces deux dernières associations sont pour le moins étonnantes : les *Tropidophiidae* sont morphologiquement intermédiaires entre les colubroides et les boas ([D]), et les *Bolyeridae* sont fortement supportés morphologiquement comme le taxon frère des *Caenophidia* (Lee et Scanlon, 2002). Ajoutons que les *Bolyeridae* ont développé une mâchoire unique, caractérisée par la séparation de chaque os maxillaire en deux moitiés mobiles, permettant la capture de proies glissantes telles que les scinques dont ils sont friands (Lee *et al*., 2004). Leur rapprochement vers un groupe caractérisé par une mâchoire considérée comme primitive est donc suspect. Précisons que le genre nominal *Bolyeria* s'est tout récemment éteint, l'autre (*Casarea*) étant en voie d'extinction (Lee *et al*., 2004).

Notons pour finir que toutes les études moléculaires incluant le genre *Cylindrophis* (Wilcox *et al*., 2002 ; Slowinski et Lawson, 2002) le rapprochent fortement des *Uropeltidae* (genres *Rhinophis* et *Uropeltis* dans ces études), comme suggéré (faiblement) par les analyses morphologiques (Lee et Scanlon, 2002). Par ailleurs, ces études moléculaires n'incluent pas le genre *Anomochilus*, fortement lié aux *Uropeltidae* (desquels ils faisaient initialement parti ; [D]) dans une des analyses morphologiques de Lee et Scanlon (2002). La relation (*Cylindrophis* (*Anomochilus*, *Uropeltidae*)) trouvée dans cette étude, quoique faiblement supportée, est donc tout à fait probable.

II-3-2-1-2 – *Loxocemidae, Xenopeltidae, Pythoninae*

Dans les études morphologiques, la base des *Macrostomata* (*sensu* Lee et Scanlon, 2002) est représentée par le groupe formé des deux familles monotypiques des *Xenopeltidae* (genre *Xenopeltis*) et des *Loxocemidae* (genre *Loxocemus*) (Lee et Scanlon, 2002). Dans toutes les analyses, ces deux genres forment ensemble une classe moyennement supportée.

Ces groupes appartenaient initialement à la famille des *Boidae*, dont ils ont été séparés en raison de leur caractère semi-fouisseur ([D]). Cette observation correspond donc encore une fois assez bien avec leur position basale au sein des *Macrostomata* : les premiers serpents étaient des fouisseurs hautement spécialisés (*Scolecophidia*), puis la sortie du substrat terrestre se serait faite progresseivement, d'abord avec les *Anilioidea*, totalement fouisseurs, puis avec ces deux genres semi-fouisseurs, pour terminer par des serpents « évolués » en surface (*Boidae*, *Tropidophiidae*, *Bolyeridae* et *Caenophidia*) (Lee et Scanlon, 2002).

Toutefois, les études moléculaires réfutent ce scénario. La partie précédente montrait que les *Henophidia* terminaux (*Tropidophiidae* et *Bolyeridae*) se rapprochaient des anilioïdes en position basale des *Alethinophidia*. Les études moléculaires supportent assez bien

l'association d'un groupe rassemblant les *Xenopeltidae*, les *Loxocemidae* et la sous-famille des *Pythoninae* (une des trois de la famille des *Boidae*) (Slowinski et Lawson, 2002 ; Wilcox *et al*., 2002 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Vidal et David, 2004). Les supports pour ces associations sont moyens à forts. Par ailleurs, les quatre études (Slowinski et Lawson, 2002 ; Wilcox *et al*., 2002 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Vidal et David, 2004) placent le genre *Xenopeltis* comme basal des deux autres groupes, cette association étant assez fortement supportée. Les analyses de Slowinski et Lawson (2002) ne résolvent pas la monophylie des *Pythoninae*, mais ceux-ci représentent un groupe homogène de serpents ([D]). L'EMBL Reptile Database précise par ailleurs que les *Pythoninae* sont souvent considérés comme une famille distincte ([D]).

II-3-2-1-3 – *Erycinae, Boinae*

Les deux derniers groupes d'*Henophidia* qui n'ont pas été évoqués sont les deux sous-familles de *Boidae* des *Boinae* (les boas *sensu stricto*) et des *Erycinae* (ceux-ci correspondant aux boas des sables, « Sand Boas »). L'étude morphologique de Lee et Scanlon (2002) place ces deux familles dans une position polyphylétique par égard à la place des pythons : (*Erycinae* (*Boinae*, *Pythoninae*)). Les *Pythoninae* ayant été rapprochés des genres *Xenopeltis* et *Loxocemus* (avec un bon indice de confiance, cf. partie précédente), les boas forment donc un groupe morphologique monophylétique.

Les études moléculaires sont d'accord avec ce fait, considérant les boas comme formant ensemble une classe moyennement à fortement supportée (Slowinski et Lawson, 2002 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Vidal et David, 2004). Toutefois, deux différences sont à signaler par rapport à la classification reconnue par l'EMBL Reptile Database ([D]) et par rapport à Lee et Scanlon (2002), qui respectent cette classification. Tout d'abord, aucune de ces deux familles n'est monophylétiques, les genres de *Boinae* (*Acrantophis, Boa, Candoia, Corallus, Epicrastes, Sanzinia* ; [D]) étant mélangés invariablement avec ceux des *Erycinae* (*Calabaria, Charina* (incluant *Lichanura*), Eryx, *Congylophis* ; [D]). Ensuite, les genres *Exiliboa* et *Ungaliophis* (que l'EMBL Reptile Database, [D] précise être considérés par certains comme des boas) forment la sous-famille des *Ungaliophiinae* (*Tropidophiidae*), rendant cette dernière famille polyphylétique (voir Slowinski et Lawson, 2002 ; Wilcox *et al*., 2002 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Vidal et David, 2004). Précisons que, comme le trouvaient Heise *et al*. (1995), Wilcox *et al*. (2002) placent le genre *Boa* comme seul taxon sœur des *Caenophidia* ; ces résultats sont faiblement supportés dans ces deux études.

Signalons pour finir que les boas *sensu lato* (*Boidae*, *Pythonidae*, *Xenopeltidae*, *Loxocemidae*) forment parfois une classe, toujours faiblement supportée (Slowinski et Lawson, 2002 ; Vidal et Hedges, 2004), ou forment une classe avec la paire *Cylindrophis*/*Uropeltidae* (Wilcox *et al*., 2002 ; Vidal et David, 2004 mais branches presque virtuelles), ces groupes étant parfois frères des *Caenophidia* (Wilcox *et al*., 2002 ; plusieurs constructions de Slowinski et Lawson, 2002 ; et Vidal et David, 2004 mais branches presque virtuelles).

II-3-2-1-4 – Résumé des changements taxonomiques

L'apport de la phylogénie moléculaire a là encore bouleversé la classification des *Henophidia*. Tout d'abord, elle reconnaît la superfamille comme polyphylétique (voir Slowinski et Lawson, 2002 ; Wilcox *et al*., 2002 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Vidal et David,

2004, et dans une certaine mesure Heise *et al.*, 1995, et Highton *et al.*, 2002), ce sur quoi s'accordent des analyses morphologiques détaillées (Lee et Scanlon, 2002).

Ensuite, les classes morphologiques ne correspondent pas aux classes génétiques : les *Bolyeridae* et la sous-famille des *Tropidophiinae* (famille des *Tropidophiidae*), considérés comme les *Henophidia* terminaux par les analyses morphologiques, ont tendance à se rapprocher des quatre familles (dont trois sont monotypiques) fouisseuses considérées comme basales (association toutefois douteuse) ; la famille des *Boidae*, dont la monophylie est parfaitement supportée par leur homogénéité morphologique interne aussi bien qu'externe (Lee et Scanlon, 2002), est rendue polyphylétique par la génétique, les pythons se rapprochant des genres *Xenopeltis* et *Loxocemus* (association bien supportée) ; et les deux autres sous-familles de *Boidae* sont regroupées pêle-mêle, acceptant avec eux la sous-famille des *Ungaliophiinae* (*Tropidophiidae*).

Notons que certaines de ces nouvelles associations ont déjà été proposées, comme le précise l'EMBL Reptile Database dans sa classification : *Pythoninae* souvent considérés comme la famille des *Pythonidae*, sous-famille des *Ungaliophiinae* parfois considérée comme appartenant aux *Boidae*, et genres *Loxocemus* et *Xenopeltis* autrefois inclus dans les *Boidae* ([D]). Tout ceci justifie l'élévation de la sous-famille des *Pythoninae* au rang de famille, le déplacement de la sous-famille des *Ungaliophiinae* vers la famille des *Boidae*, et l'abandon du terme des *Henophidia* en tant que rang taxonomique (même si, en tant que terme largement reconnu, son utilisation pour désigner les *Alethinophidia* non-*Caenophidia* est possible). Précisons que le genre *Xenophidion*, seul membre de la sous-famille des *Xenophidioninae* (dernière sous-famille des *Tropidophiinae*) n'a été concerné par aucune étude. Sa position est donc considérée comme inchangée ([D]). L'ensemble de ces changements taxonomiques est résumé dans l'arbre de la figure 20. La paraphylie des genres de boas, évidente par les études moléculaires, est cependant étonnante, les *Erycinae* étant bien distingués morphologiquement (petits boas fouisseurs, unis par une queue particulière avec des vertèbres fusionnées utilisée dans la défense contre les prédateurs ; Lee *et al.*, 2004). Ce résultat est donc considéré comme suspect pour le moment, aucune décision taxonomique n'étant proposée.

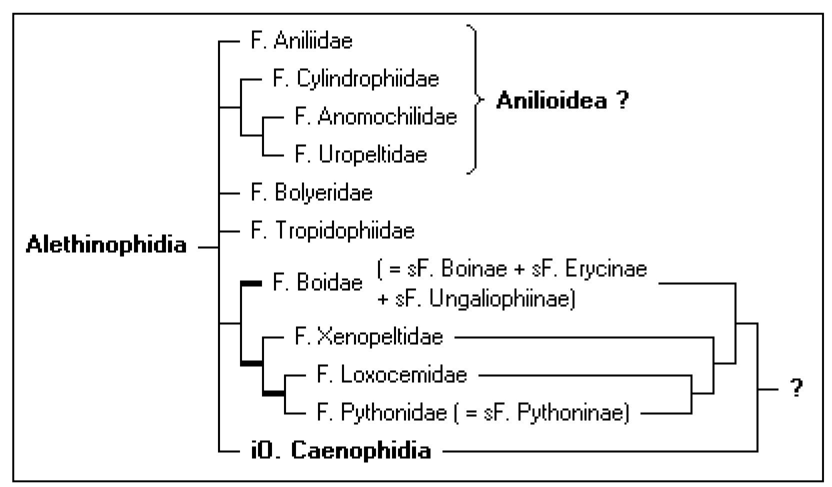


Figure 20. Relations actuellement établies au sein des *Henophidia*. Les traits en gras représentent les phylums bien supportés ; les modifications apportées par rapport à la classification admise par l'EMBL Reptile Database ([D]) sont indiquées entre parenthèses. Les points d'interrogation identifient des associations proposées ou rencontrées, mais très peu supportées. Les abréviations des rangs taxonomiques iO. et F. correspondent aux infra-ordres et aux familles, respectivement. Se reporter au texte pour le détail de la construction de cet arbre et la bibliographie correspondante.

II-3-2-2 – Classe des *Caenophidia*

Si la validité de la superfamille des *Henophidia* a été souvent remise en question, tant par des preuves morphologiques que moléculaires (cf. parties précédentes), celle des *Caenophidia*, au contraire, est soutenue très fortement par les études phylogénétiques (Forstner *et al*., 1995 ; Lee et Scanlon, 2002 ; Wilcox *et al*., 2002 ; Slowinski et Lawson, 2002 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Vidal et David, 2004 ; Towsend *et al*., 2004, cette dernière n'ayant inclus que 4 espèces de serpents dans son étude). Les supports statistiques sont toujours très élevés.

Les synapomorphies des *Caenophidia* incluent : face dorsale du processus palatin du maxillaire dépourvu d'un grand foramen, os préfrontal séparé du nasal et portant un éperon antorbital, os supratemporal étendu antérieurement au moins jusqu'au prootique, diaphyse de l'os carré longue et inclinée postérieurement, contact entre le septomaxillaire et les piliers interolfactifs du frontal, bord latéral de la fenêtre pour l'organe de Jacobson partiellement formée par le vomer, lequel est percé postérieurement par un ensemble de foramens pour le passage du nerf vomeronasal et possède un processus vertical postérieur bien développé ; extrémité postérieure du maxillaire libérée de l'ectoptérygoïde, os coronoïde absent en tant qu'élément distinct, origine divisée du muscle ptérygoïde, os ptérygoïde dépourvu d'un lien ligamenteux direct à la boîte crânienne, insertion de la partie antérieure du muscle intermandibulaire antérieur sur le coussinet inter-ramal (Lee et Scanlon, 2002).

La position basale du genre *Acrochordus* (famille des *Acrochordidae* ; [D]) est unanimement admise (se référer notamment à la discussion de la partie I-2-1 sur la définition respective des *Colubroidea* et des *Caenophidia*). Ce genre sert d'ailleurs généralement d'« outgroup » lors de l'étude de la phylogénie des *Colubroidea* (Kraus et Brown, 1998 ; Gravlund, 2001 ; Vidal et Hedges, 2002 ; Pinou *et al.,* 2004). La position de ce genre est parfois variable dans les analyses phylogénétiques, comme dans l'étude de Heise *et al*.[(49]) où il est inclus au sein du groupe des « *Henophidia* », comme c'est parfois le cas dans celle de Slowinski et Lawson (2002) même si le consensus semi-strict de cette dernière étude le place bien comme sœur des *Colubroidea*. En revanche, le support pour la monophylie des *Colubroidea* est toujours maximal, souvent égal à 100% (Heise *et al*., 1995 ; Fostner *et al*., 1995 ; Lee et Scanlon, 2002 ; Wilcox *et al*., 2002 ; Slowinski et Lawson, 2002 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Vidal et David, 2004 ; Towsend *et al*., 2004 ; Lawson *et al*., 2005). Il accepte parfois comme taxon frère la sous-famille des *Xenodermatinae* (famille des *Colubridae* ; *vide infra*).

La seule exception à cela est l'étude de Highton *et al*. (2002) : cette analyse des allozymes de protéines à faible taux d'évolution (un autre moyen de faire de la phylogénie, mais de moins en moins utilisé) rapproche en effet des taxons unanimement reconnus comme distants. C'est notamment le cas de l'inclusion des *Boidae* et des *Pythonidae*, situés relativement profondément au sein des *Colubroidea*, qui d'ailleurs comprennent également le genre *Acrochordus*. La méthodologie de cette étude à été critiquée notamment par Buckley *et al.* (2000). Les auteurs (Highton *et al*., 2002) se sont toutefois défendus en faisant remarquer que le but n'était pas de dresser une phylogénie exacte des serpents, mais plutôt d'en reconnaître les grandes lignes. Se reporter à ces articles pour plus de détails.

Cette position basale des *Acrochordidae* est supportée par plusieurs caractères morphologiques et écologiques : le genre *Acrochordus* regroupe des serpents aquatiques partageant la position du foramen optique au sein de l'os pariétal, des os préfrontaux réduits et

des os supratemporaux discoïdaux ; leur hémipénis est profondément bilobé, avec des lobes recouverts de nombreuses petites épines, sauf à leur extrémité et leur base, lisses (*Acrochordus arafuae*, dont les hémipénis sont peu bilobés, a un organe complètement lisse) ; le corps de l'organe est nu, et le sillon spermatique, légèrement centrolinéaire, se divise au niveau de la fourche (Zaher, 1999). Les *Acrochordidae* sont fondamentalement aquatiques, avec une peau granulaire et un corps flasque plus proche de la limace que du serpent… Leur métabolisme est très ralenti, se nourrissant à intervalle de temps très espacés ; on pense qu'ils ne se reproduiraient qu'une fois par décennie (Lee *et al.*, 2004). Enfin, le genre *Acrochordus* n'a pas de dentition maxillaire différenciée ni de cellules séreuses supralabiales (Vidal et Hedges, 2002).

Les *Colubroidea* sont pour leur part réunis par au moins 7 synapomorphies : perte de l'artère carotide droite ; artères intercostales dérivées sur toute la longueur du tronc de l'aorte dorsale sur des intervalles représentants quelques segments du corps ; présence de cartilages costaux spécialisés ; présence d'un muscle protacteur du larynx ; présence d'un muscle protracteur de l'os carré distinct ; vomer plus globulaire que les *Acrochordidae* ; portions spinales et semi-spinales séparées dans la partie épiaxiale du tronc. De plus, présence d'épines ou de spinules sur toute la longueur du corps de l'hémipénis (perte secondaire chez les *Pareatinae* et les *Psammophiinae* ; ornementations restreintes aux lobes chez les *Acrochordidae* ; Zaher, 1999).

La question se pose de savoir si la possession de glandes séreuses spécialisées dans la production du venin est une synapomorphie des *Colubroidea* : s'ils sont les seuls à posséder ces glandes spécialisées, on ne sais pas encore si tous les colubridés (dont on a découvert assez récemment que certains étaient venimeux ; voir notamment Fry *et al.*, 2003) en sont équipés (Zaher, 1999).

II-3-3 – Taxonomie proposée des serpents

En conclusion de cette partie sur l'évolution des serpents, plusieurs incohérences majeures ont été trouvées entre la classification uniquement morphologique des serpents et les preuves apportées par la phylogénie génétique. Notamment, la classification des serpents initialement établie selon des critères uniquement morphologiques est, pour beaucoup de ses relations supérieures, encore en vigueur actuellement, correspondant à celle acceptée par l'EMBL Reptile Database ([D]).

Cette classification sépare notamment les serpents en trois superfamilles, alors qu'un grand nombre de preuves concordent à reconnaître que la superfamille des *Henophidia* n'est pas un groupe naturel. La suppression du terme d'*Henophidia* et la généralisation de celui d'*Alethinophidia* avaient déjà été proposées (voir notamment Ineich, 1995). Par ailleurs, la synonymie des *Colubroidea* et des *Caenophidia* font de ces termes des taxons redondants ne rendant pas compte de la nette distinction du genre *Acrochordus* de tous les autres *Caenophidia*. Enfin, la classification des « *Henophidia* » adoptée par l'EMBL Reptile Database ([D]), ne rend pas compte des associations entre les différentes familles (pas de distinction de groupe supérieurs), voir identifie des associations que les preuves concordent à reconnaître comme erronées (familles des *Boidae* et des *Tropidophiinae* notamment).

Toutes ces raisons, qui ont été une partie du point d'origine de cette thèse, expliquent la nécessité d'actualiser cette classification des serpents pour qu'elle ne soit constituée que de groupes monophylétique. J'aimerai par ailleurs insister sur le fait que les groupements

identifiés ici, et établis uniquement par l'examen de données récentes (comptant seulement deux articles plus anciens que 2002), sont très cohérents, pour ne pas dire identiques, avec la classification proposée par Ineich dans une revue sur l' « état actuel de nos connaissances sur la classification des serpents venimeux » établie en 1995.

Elle (Ineich, 1995) ne considère que deux lignées de serpents (les serpents étant considérés comme un infra-ordre, plutôt que comme un sous-ordre ; [D]) : le « parvordre » (≡ infra-ordre) des ***Scolecophidia*** et celui des ***Alethinophidia***. Le premier contient deux superfamilles, celle des ***Typhlopoidea*** regroupant les *Typhlopidae* et les *Anomalepididae*, et celle des ***Leptotyphlopoidea*** composée de la seule famille des *Leptotyphlopidae*, soit une distinction identique à celle trouvée plus haut (partie II-3-1).

Le second « parvordre » (≡ infra-ordre), très vaste, contient 6 superfamilles largement cohérentes avec les groupes reconnus dans cette thèse : la superfamille des ***Anilioidea*** regroupe les quatre familles classiquement associées sous cette dénomination (et dont la monophylie, au moins pour trois d'entre elles, a été montrée en partie II-3-2-1-1) ; la superfamille des ***Booidea*** est tout à fait cohérente avec une classe identifiée dans cette thèse (partie II-3-2-1-3), regroupant les *Boidae*, les *Pythonidae*, les *Loxocemidae* et les *Xenopeltidae* (Ineich, 1995, reconnaît la validité des sous-familles des *Boinae* et des *Erycinae*, résultat contredit ici) ; les superfamilles des ***Tropidophiidea*** et des ***Bolyeriidea*** (composées respectivement des familles des *Tropidophiidae* et des *Bolyeridae*) que cette étude n'a pas réussi à rassembler avec d'autres familles (rien n'est dit sur le statut des *Ungaliophiinae sensu* EMBL Reptile Database, [D] ; Ineich, 1995) ; et les superfamilles des ***Acrochordoidea*** et des ***Colubroidea***.

La classification ci-contre (figure 21) correspond donc aux groupes reconnus par Ineich (1995). Les différentes sous-familles des *Boidae* ont été supprimées et, aucune information taxonomique moléculaire n'étant disponible, le statut de *Xenophidion* n'est pas discuté. Par ailleurs, la classe des *Caenophidia* a été rajoutée pour englober les deux dernières sous-familles de l'infra-ordre des *Alethinophidia*. Dans cette classification, les *Caenophidia* n'ont pas de rang précis. Toutefois, ce terme, largement utilisé pour un sens communément admis, renvoie à une réalité évolutive, les *Acrochordoidea* étant liés aux *Colubroidea*, raisons pour lesquelles il a été intégré ici.

- sO. Serpentes
  - iO. Scolecophidia
    - SF. Typhlopoidea
      - F. Typhlopidae
      - F. Anomalepididae
    - SF. Leptotyphlopoidea
      - F. Leptotyphlopidae
  - iO. Alethinophidia
    - SF. Anilioidea
      - F. Aniliidae
      - F. Anomochilidae
      - F. Cylindrophiidae
      - F. Uropeltidae
    - SF. Tropidophiidea
      - F. Tropidophiidae
    - SF. Bolyerioidea
      - F. Bolyeridae
    - SF. Booidea
      - F. Boidae
      - F. Pythonidae
      - F. Loxocemidae
      - F. Xenopeltidae
    - (classe Caenophidia)
    - SF. Acrochordoidea
      - F. Acrochordidae
    - SF. Colubroidea
      - F. ...

Figure 21. Taxonomie proposée pour la classification des serpents. Cette taxonomie tient compte des récentes données moléculaires de la phylogénie, les noms des taxons ayant été tirés de Ineich (1995). Les relations supérieures des *Colubroidea*, sujet de la partie III, n'ont pas été intégrées ici. Les abréviations sO. iO. SF et F. désignent respectivement des sous-ordres, des infra-ordres, des superfamilles et des familles.

Partie III – Phylogénie des *Colubroidea*

Les serpents ont ainsi été situés vis à vis des autres groupes de reptiles : ce sont des reptiles considérés comme supérieurs (*Lepidosauria*), groupe au sein duquel ils occupent une position dérivée (*Episquamata*), position qu'ils partagent avec les *Iguania* (1432 espèces), les *Anguimorpha* (183 espèces), les *Teiformata* (314 espèces) et les *Lacertibaenia* (444 espèces) et qu'ils occupent donc au rang de groupe de loin le plus diversifié (2978 espèces) ([D]).

Par ailleurs, au sein des serpents, les *Colubroidea* occupent la position la plus terminale, juste reflet de leur très grande diversité : ainsi, avec 2467 espèces recensées par l'EMBL Reptile Database ([D]), les *Colubroidea* représentent presque 83% des espèces de serpents, un tiers des espèces de squamates, et 30% de toutes les espèces de reptiles hors oiseaux.

Ces serpents ont conquis tous les macrohabitats – régions tempérées, forêts tropicales, déserts, hauts sommets montagnards, eaux douces, océans – à l'exception de l'Antarctique, et tous les microhabitats – fouisseurs, semi-fouisseurs, terrestres, arboricoles à divers étages de la forêt. On s'étonnerait presque qu'aucun serpent ne sache voler… Tous les modes de chasse sont retrouvés dans ce groupe, avec plus particulièrement l'innovation du caractère venimeux, acquis, nous le verrons, au moins trois fois indépendamment au sein de ce groupe, avec à chaque fois un appareil venimeux inédit. S'ils n'atteignent pas les dimensions record des boas *sensu lato* (en particulier le genre *Eunectes* – l'anaconda – et le python réticulé), le cobra royal (*Ophiophagus hannah*) peut atteindre 4,5 m de long (record à 5,71 m enregistré dans un zoo londonien !), et regarder un homme adulte dans les yeux quand il se dresse… Des dizaines de familles différentes de toxines ont été inventées (en réalité, détournées de leur utilisation première) : myolytiques, neurotoxiques, anti-coagulantes ou pro-coagulantes, vasodilatatrices ou vasoconstrictrices, etc.

La diversité des *Colubroidea*, qui fait le succès évolutif de ce groupe majeur de vertébrés, est toutefois une des raisons qui explique la difficulté d'établissement d'une phylogénie solide pour cet ensemble, et plus particulièrement par la seule intervention de comparaisons morphologiques. C'est par ces comparaisons que les serpents « supérieurs » ont été initialement organisés en quatre familles. Nous allons voir toutefois que cette classification est très loin d'être représentative de l'évolution de la superfamille des *Colubroidea*.

III-1 – Relations supérieures au sein des *Colubroidea*

(arbre 4)

Le caractère venimeux de certains serpents « supérieurs » est un des éléments expliquant la diversité des serpents. Il semblait donc cohérent de séparer les serpents en fonction de leur dentition. Ainsi ont été crées les familles des *Atractaspididae*, *Viperidae*, *Elapidae* et *Colubridae* (Ineich, 1995), encore en vigueur actuellement ([D]). La génétique notamment, aidée d'autres critères morphologiques précis, a permis de montrer les limites de cette classification. En particulier, si les trois première familles – que l'on peut appeler collectivement les serpents « venimeux » même si cette définition n'est pas, elle non plus,

tout à fait exacte – forment bien des groupes naturels, tel n'est pas le cas de la famille des *Colubridae*. Cette classification étant encore actuellement en vigueur, il est important de voir sur quelles bases elle repose.

III-1-1 – Classification des serpents selon leur dentition

III-1-1-1 – Systématique actuelle

Certaines structures particulières ont été largement utilisées pour la classification des serpents : il s'agit tout d'abord de la morphologie de l'os maxillaire – taille, dents portées, relations avec les autres structures osseuses – et les crochets, qui se définissent comme une dent allongée, rainurée ou canaliculée et en liaison avec une glande séreuse. Duméril en 1853, définis ainsi les quatre groupes de serpents supérieurs suivants (Ineich, 1995 ; Vidal, 2006) :

- les serpents dits **aglyphes**, pour lesquels on ne peut pas distinguer de crochets différenciés des autres dents ; ce modèle regroupe également les serpents possédant une ou plusieurs paires de dents plus allongées, mais dépourvues d'un sillon ou d'un canal inoculateur (figure 22a) ;

- les serpents dits **opisthoglyphes**, possédant un ou plusieurs crochets sillonnés ancrés dans la partie terminale postérieure d'un os maxillaire allongé. Celui-ci porte plusieurs dents en avant des crochets (figure 22b) ;

- les serpents dits **protéroglyphes**, armés d'un ou de plusieurs crochets sillonnés ou canaliculés, ancrés en partie terminale antérieure d'un maxillaire raccourci. Celui-ci est fixe, et possède généralement quelques dents en arrière des crochets (figure 22c) ;

- et les serpents qualifiés de **solénoglyphes**, dont les crochets sont très allongés, canaliculés. Le crochet est la seule dent portée par chaque os maxillaire, très court. De plus, celui-ci bascule, lors de la morsure, d'au moins 90° par rapport aux autres os du crâne (figure 22d).

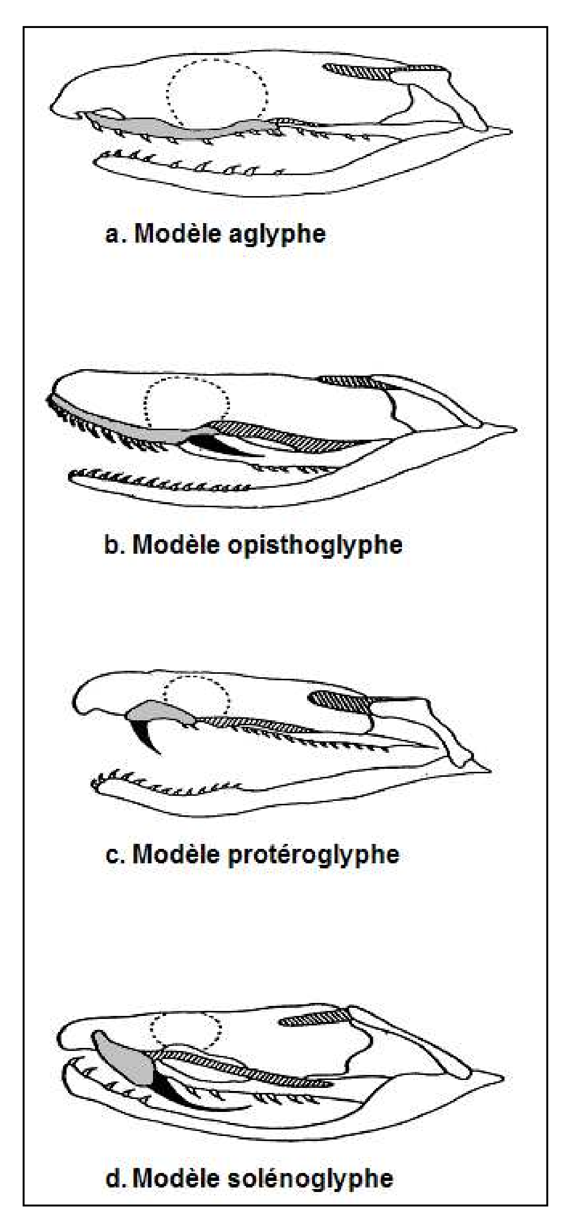


Figure 22. Les 4 types de dentition des serpents. L'os maxillaire est représenté en gris ; le crochet, quand il est présent, est identifié en noir (adapté d'après Vidal, 2006).

Le type de dentition protéroglyphe défini les **élapidés**, c'est-à-dire les cobras, mambas, serpents marins, serpents tigres, serpents corail, etc. Ces serpents partagent un type de toxine agissant sur le système nerveux, la mort de la proie se faisant par paralysie respiratoire.

Le type de dentition solénoglyphe défini les **vipéridés**, qui regroupent les vipères et les crotales. Les toxines de ce type de serpents agissent sur le système sanguin, en activant la coagulation ou au contraire en l'empêchant, en

provoquant diverses nécroses musculaires par ischémie (rupture de l'apport de sang aux muscles) par vasoconstriction, etc. Les envenimations par des *Viperidae* se traduisent donc avant tout par des hémorragies et des nécroses, les conséquences fatales en étant des amputations ou des morts par arrêt cardiaque.

Cette distinction morphologique correspondait donc à définir les **colubridés**, considérés comme non-venimeux, comme l'ensemble des serpents « supérieurs » aglyphes et opisthoglyphes. Ou plus exactement, la famille des colubridés a été initialement définie comme regroupant les serpents ne présentant pas de crochets antérieurs. Une première limite à cette classification morphologique apparaît lorsque l'on remarque que les types aglyphes et opisthoglyphes peuvent se retrouver chez un même genre de colubridé (par exemple, *Rhabdophis* ou *Erythrolamprus* ; Ineich, 1995. Ceci est un sérieux obstacle si l'on veut considérer ces deux types morphologiques de dentition comme des ensembles naturels.

Par ailleurs, le type solénoglyphe inclus les vipères et les crotales, ayant un mode de morsure comparable – les crochets, avec le maxillaire, basculent de 90° dans le plan vertical, et viennent littéralement frapper la proie – ainsi que le genre *Atractaspis*, dont les crochets basculent dans le plan horizontal : un seul des crochets est extériorisé, latéralement, l'inoculation du venin s'apparentant plus à une piqûre qu'à une réelle morsure (Ducancel, 2005). La morphologie (serpents plutôt longs et fins, tête fine) et l'écologie de ces serpents (fouisseurs) sont très différentes de celles des vipères et des crotales, et les envenimations par le genre *Atractaspis* ne se traduisent pas par des hémorragies : nausées, vomissements, douleurs abdominales, diarrhée, hyper-sudation, hyper-salivation, vue trouble, difficultés respiratoires et pertes de conscience (Ducancel, 2005). Cette distinction entre les vipères et les crotales d'un côté, le genre *Atractaspis* de l'autre, se retrouve également au niveau de l'histologie des glandes à venin (voir figure 23) (Lemire, 2006 ; Vidal, 2006).

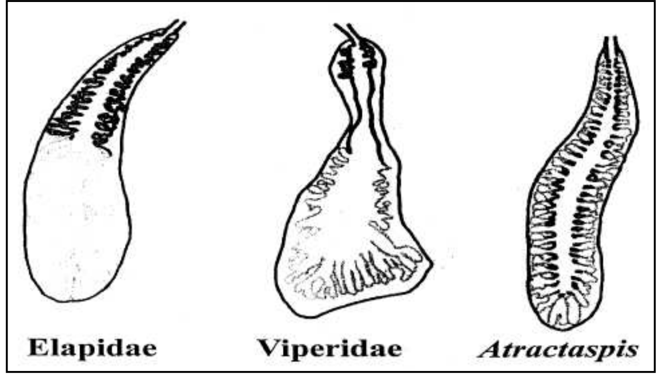


Figure 23. Comparaison des types histologiques des glandes à venin. La glande des *Colubridae* – anciennement glande de Duvernoy – n'a pas été représentée (d'après Vidal, 2006).

III-1-1-2 – Phylogénie proposée par cette classification

Intuitivement, on peut voir dans ces quatre types d'appareil inoculateur une évolution, dont le modèle aglyphe constituerait la condition primitive (Lemire, 2006). Ceci serait en effet cohérent avec la position des *Scolecophidia*, des « *Henophidia* » et du genre *Acrochordus* – non venimeux – comme taxons frères successifs des *Colubroidea*.

Dans ce modèle, les *Colubroidea* étaient initialement homodontes, c'est-à-dire avec des dents toutes identiques en taille et morphologie. On pourrait ensuite considérer que, chez certains colubridés, la différenciation d'un crochet postérieur constitue une évolution (à considérer dans le sens d'un « progrès »). Ce crochet est toutefois primitif : peu efficace, situé au fond de la cavité buccale, il n'est que rainuré. Puis les élapidés seraient apparus, innovant par la différenciation d'un crochet parfois canaliculé (le crochet s'apparentant alors à une réelle aiguille inoculatrice), mais dans tous les cas porté à l'avant du maxillaire. Ce caractère représenterait en effet un « progrès » évident pour la morsure des proies, celle-ci n'ayant pas

besoin d'être maintenue pendant la morsure, permettant un mode de chasse par morsure-et-libération de la proie, évitant du même coup les blessures par les grandes proies se débattant pendant la constriction. Ainsi, dans ce modèle évolutif, les vipères, les crotales et le genre *Atractaspis* constitueraient le groupe le plus évolué, avec des crochets canaliculés ancrés à l'avant d'un maxillaire pouvant basculer, les crochets étant rabattus contre le palais quand la bouche est fermée, ce qui autorise leur allongement. Ce modèle évolutif, qui semble *a priori* cohérent, peut être résumé par la représentation de la figure 24.

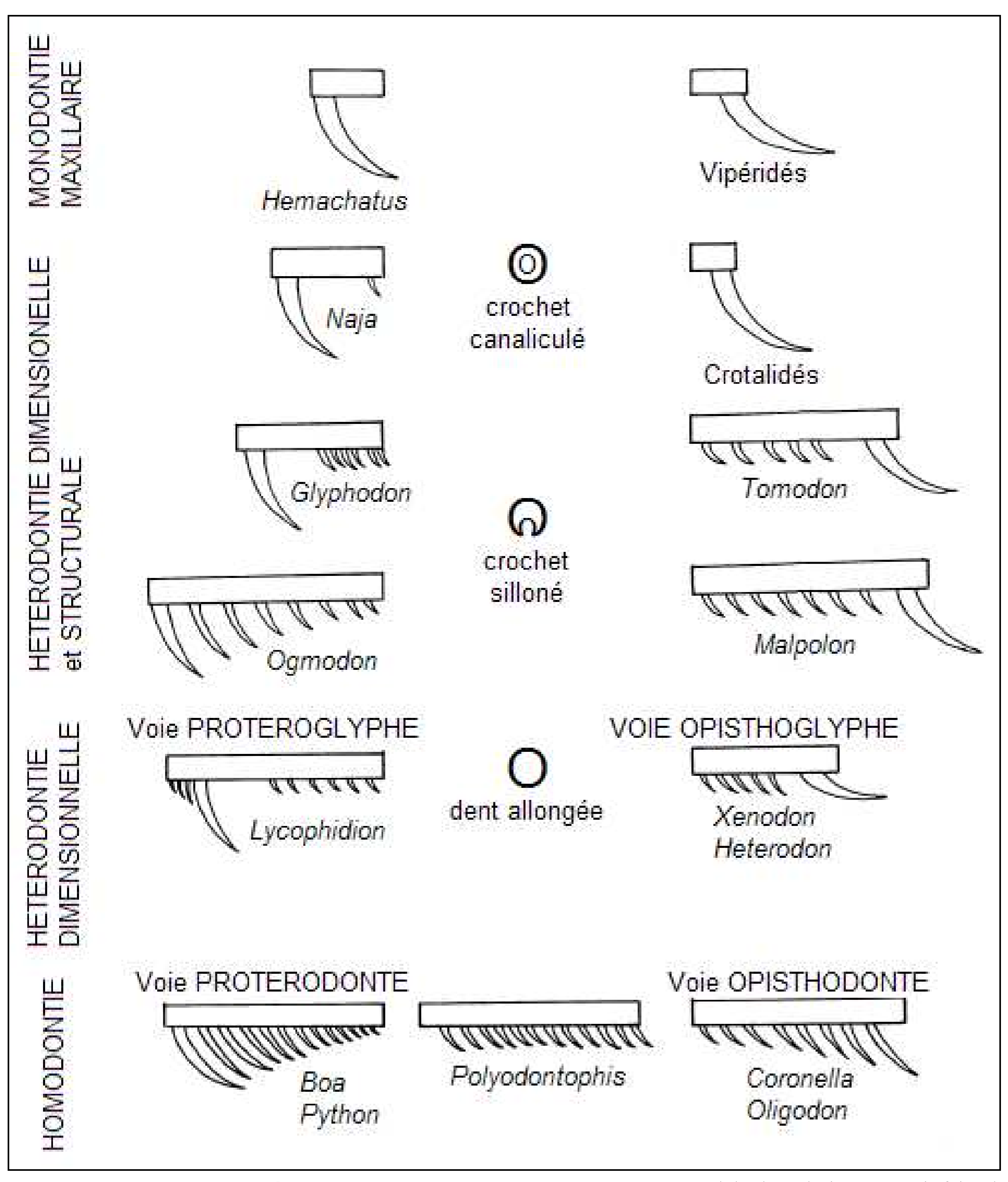


Figure 24. Evolution proposée de la dentition chez les serpents. Dans ce modèle, l'évolution se serait faite de bas en haut, avec des serpents initialement aglyphes, puis pour lesquels l'évolution des crochets selon deux voies différentes, aurait conduit aux dentitions protéroglyphe (élapidés, dérivés de la dentition des boas et des pythons) et solénoglyphe (vipéridés, dérivés de la dentition des couleuvres). Dans ce modèle, les colubridés (par exemple *Lycophidion* et *Malpolon*) sont sur les deux voies évolutives. D'après Lemire (2006).

Précisons quand même que l'hétérodontie dimensionnelle – le fait d'avoir certaines dents plus grandes que les autres – n'est pas l'apanage des seuls serpents venimeux mais, quand il est retrouvé chez les « *Henophidia* », il désigne toujours le développement de dents antérieures, en liaison avec la capture des proies (Vidal et Hedges, 2002), ces dents s'apparentant plus à des crocs qu'à des crochets.

L'utilisation de ces critères morphologiques selon des études phylogénétiques rigoureuses a toutefois montré les limites de ces modèles. Ainsi Jackson (2003) réunit-elle dans son étude les structures des glandes à venin – elle parle d'ailleurs de la glande de Duvernoy comme d'une entité distincte – la musculature associée et la morphologie des crochets. Il ressort de cette étude que, tenant compte de l'ensemble de ces caractères, un arbre phylogénétique plaçant les vipéridés en position basale et les colubridés en position supérieure semble plus cohérent que le modèle précédemment proposé.

III-1-2 – Consensus sur les familles de *Colubroidea*

La classification des serpents « supérieurs » sur le seul mode de leur dentition aglyphe, opisthoglyphe, protéroglyphe ou solénoglyphe, si elle se révèle très utile en terme d'anatomie, mais également en terme d'épidémiologie des envenimations ophidiennes – il est bien évident qu'un solénoglyphe ou qu'un protéroglyphe aura plus de facilités pour injecter son venin à un homme qu'un opisthoglyphe – semble donc présenter plusieurs limites en terme d'intérêt phylogénétique.

Tout d'abord, l'association du genre *Atractaspis* dans la famille des vipéridés est très suspecte, ces serpents ne partageant aucune homologie d'écologie, de morphologie, de composition des venins, et même, si l'on regarde dans le détail, d'organisation de l'appareil venimeux qui a servi initialement de support pour les rassembler (se référer à la partie I-1-1-1). Cette distinction a été validée par l'EMBL Reptile Database ([D]), qui a placé le genre *Atractaspis* dans une famille distincte – les *Atractaspididae* – rapidement complétée par d'autres genres à la position phylogénétique (et, en l'occurrence, taxonomique) souvent bien floue.

Ensuite, la définition des colubridés comme « serpents supérieurs par défaut » est plus que sujette à caution. Le fait de trouver les deux types aglyphe et opisthoglyphe dans certains genres de colubridés soulève la question de la validité de cette classification, au moins pour ces deux types morphologiques.

Enfin, le schéma évolutif proposé sur la seule base de l'examen de l'évolution des dents et de l'os maxillaire (figure 24), bien que satisfaisant en apparence, en plus de soulever une nouvelle fois le problème de la monophylie des colubridés (voir le commentaire de la figure 24), est contredit par des études morphologiques plus complètes plaçant préférentiellement les vipéridés comme taxon basal (Jackson, 2003).

L'EMBL Reptile Database ([D]) reconnaît actuellement les quatre familles suivantes : famille des ***Atractaspididae***, composée de 2 sous-familles (*Aparallactinae* et *Atractaspidinae* ; 66 espèces) ; famille des ***Viperidae***, scindée en 3 sous-familles (*Azemiopinae* , *Crotalinae* et *Viperinae* ; par ailleurs, le genre *Causus* semble se détacher des *Viperinae* ; 259 espèces) ; famille des ***Elapidae***, qui reconnaît deux sous-familles (*Elapinae* et *Hydrophiinae* ; celles-ci sont parfois élevées au rang de famille ; 305 espèces) ; et la vaste famille des ***Colubridae***, avec son cortège de 12 sous-familles (*Boodontinae*, *Calamariinae*,

Colubrinae, *Dipsadinae*, *Homalopsinae*, *Natricinae*, *Pareatinae*, *Psammophiinae*, *Pseudoxenodontinae*, *Pseudoxyrhophiinae*, *Xenodermatinae* et *Xenodontinae* ; 1827 espèces).

Cette classification est en grande partie suivie par la révision réalisée par Ineich (1995), à ces quelques exceptions près : les deux sous-familles des *Atractaspididae* ne sont pas distinctes ; le genre *Causus* est reconnu comme formant la sous-famille des *Causinae* ; la sous-famille des *Elapinae* est séparée en 3 sous-familles distinctes, que sont les *Elapinae*, les *Calliophiinae* et les *Maticorinae* ; de même, les *Hydrophiinae* sont partagés en *Hydrophiinae*, *Bungarinae* et *Laticaudinae* ; enfin, les *Psammophiinae* et les *Pseudoxyrhophiinae* ne sont pas reconnues.

Une des premières analyses moléculaires des *Colubroidea* en vue d'en résoudre les relations supérieures n'incorporait qu'un « ingroup » de 3 espèces représentant les 3 familles alors considérées (*Coluber constrictor priapus*, *Colubridae* ; *Naja naja naja*, *Elapidae* ; *Vipera ammodytes*, *Viperidae*), plus un « *Henophidia* » représenté par *Boa constrictor imperator* en guise d'« outgroup ». Cette étude (Wüster *et al.*, 1997a), aussi limitée soit-elle, a suffit à placer les *Viperidae* en position basale, réfutant ainsi la phylogénie alors admise (et résumée en figure 24).

III-1-2-1 – Cas des *Viperidae*

Au sein de tous les groupes précédemment énoncés, le plus largement reconnu est la famille des *Viperidae*. Il est aujourd'hui unanimement admis que les *Atractaspididae* ne sont pas reliés aux vipères et aux crotales, bien que partageant un appareil solénoglyphe. La seule comparaison de cet appareil suffisait à les distinguer, tant du point de vue de l'axe selon lequel pivotait le maxillaire que du point de vue de l'histologie de leurs glandes à venins (se référer à la partie III-1-1-1).

La monophylie des *Viperidae*, à l'exclusion des *Atractaspididae*, est supportée par les deux synapomorphies suivantes : glande à venin avec une lumière large ; glande accessoire globulaire située en avant du conduit de la glande à venin. Par ailleurs, le muscle compresseur de la glande prend son origine en profondeur, avec le muscle adducteur superficiel passant à travers la boucle de ce dernier (trouvé aussi chez *Atractaspis*) ; les processus parapophysaires sont bien développés et nettement dirigés antéro-ventralement (également trouvé chez les *Natricinae*, à un degré moindre). La morphologie de l'hémipénis se caractérise ainsi : organe fortement bilobé, les lobes étant en général 2 à 3 fois plus grands que la longueur du corps (exception chez *Trimeresurus stejnegeri stejnegeri* par exemple) ; lobes généralement ornés de calices distalement et d'épines proximalement (degré d'extension de ces ornements très variable) ; sillon spermatique divisé au niveau de la fourche ou juste en dessous, centripète ou légèrement centrifuge le long des lobes (sauf *T. s. stejnegeri*) ; corps ornementé de spinules et d'épines moyennes à longues (très rarement nu), sans distinction d'ornementation entre les côtés silloné et non-silloné (Zaher, 1999).

Rappelons le fort crédit actuellement accordé à la morphologie des hémipénis, en liaison avec le fait que cette morphologie ne participe pas directement à la pression évolutive, ce qui limite le risque de voir apparaître des convergences adaptatives (se référer à la partie I-3-1-1). Ajoutons à ces critères l'allure générale du corps, homogène et se détachant bien des autres serpents (même s'il y a plusieurs exceptions à cela) : tête large et triangulaire, pupilles verticales, corps trapu, queue courte et bien marquée (voir par exemple [D]).

Notons également que les *Viperidae* peuvent assez bien être distinguées des autres groupes de serpents par la morphologie du canal vidien, par la position respective du nerf palatin et de l'artère cérébrale, par la morphologie de l'os palatin, par la présence d'hypapophyses postérieures et par la forme du sinus génital femelle (Underwood, 1999).

Cette distinction morphologique est unanimement soutenue par les études moléculaires, la monophylie des *Viperidae* (à l'exclusion des *Atractaspididae*) n'étant jamais remise en question (Heise *et al*., 1995 ; Kraus et Brown, 1998 ; Gravlund, 2001 ; Highton *et al*., 2002 ; Slowinski et Lawson, 2002 ; Vidal et Hedges, 2002, 2004 ; Kelly *et al*., 2003 ; Pinou *et al*., 2004 ; Nagy *et al*., 2005 ; Lawson e*t al*., 2005). Les supports statistiques pour cette classe sont maximaux, en général ≥ 98%, deux fois seulement < 90% (79%, dans une construction de Vidal et Hedges, 2002 ; 68% dans l'étude de Highton *et al*., 2002 dont l'interprétabilité a déjà été discutée). L'étude de Gravlund (2001) est la seule de la liste précédente à utiliser les « branch supports », indice qu'elle accorde à hauteur de 14 pour la monophylie de cette famille.

La famille occupe en général une position basale au sein de la superfamille des *Colubroidea* : parfois présentée comme famille sœur de tous les autres *Colubroidea* (Highton *et al*., 2002 ; Nagy *et al*., 2005), elle partage cette position avec le genre *Enhydris* (*Homalopsinae* ; Heise *et al*., 1995) ou avec le genre *Pareas* (*Pareatinae* ; Slowinski et Lawson, 2002 ; Lawson *et al*., 2005) ; elle occupe parfois le deuxième rang après les *Xenodermatinae* (Kraus et Brown, 1998 ; Kelly *et al*., 2003 ; Vidal et Hedges, 2004 ; Vidal et David, 2004) ou après le genre *Psammophis* (*Psammophiinae*, désignée comme famille des *Lamprophiidae* par les auteurs ; Pinou *et al*., 2004), ou le troisième rang après les *Xenodermatinae* et les *Pareatinae* (Vidal et Hedges, 2002) ; sa position n'est pas résolue par Gravlund (2001) mais est basale également.

Par ailleurs, ses différentes sous-familles sont en général bien reconnues. En particulier, les sous-familles des *Viperinae* et des *Crotalinae* sont toujours séparées (Heise *et al*., 1995 ; Gravlund, 2001 ; Highton *et al*., 2002 ; Vidal et Hedges, 2002 ; Pinou *et al*., 2004 ; Lawson e*t al*., 2005), même si la sous-famille des *Viperinae* est polyphylétique dans l'étude de Highton *et al.* (2002 ; séparation faiblement supportée), et rendue paraphylétique par la position d'*Azemiops* dans celle de Kelly *et al.* (2003 ; plus fortement supporté).

Les vipères et les crotales sont notamment séparés morphologiquement par la possession, par les seconds, d'une paire d'organes thermosensibles visibles sous forme d'une petite cavité de chaque côté de la tête, entre les yeux et les narines. Nous pouvons d'ailleurs remarquer que le nom anglophone de crotale, « *pit-viper* », fait référence à cet organe (dit « *pit-organ* », « *pit* » pouvant se traduire par « trou ») (Ineich, 1995 ; [D]).

Un consensus place le genre *Azemiops*, monotypique (*A. feae*) et seul représentant de la sous-famille des *Azemiopinae*, comme taxon basal de la famille (voir notamment Pinou *et al*., 2004, ou Vidal et Hedges, 2002), en général lié aux crotales (Heise *et al*., 1995 ; Herrmann et Joger, 1997 ; Ineich, 1995), moins nettement aux vipères (Kraus et Brown, 1998 ; Gravlund, 2001). La position de ce genre énigmatique est variable dans l'étude de Kelly *et al*. (2003), tantôt frère des (ou inclus dans les) *Crotalinae*, tantôt inclus dans les *Viperinae*. Ce genre se distingue morphologiquement par l'absence de l'organe caractérisant normalement les crotales, ainsi que par des écailles au niveau de la tête se rapprochant de celles des colubridés, des écailles corporelles lisses et l'absence de poumon trachéal ([D]).

La position du genre *Causus* est également difficile à trancher car intégrée à peu d'études. Si elle est unanimement considérée comme une vipère *sensu lato* (Highton *et al.*, 2002 ; Vidal et Hedges, 2002 ; Kelly *et al.*, 2003 ; Pinou *et al.*, 2004 ; Nagy *et al.*, 2005), elle est rarement basale dans les analyses moléculaires (regroupée notamment avec *Atheris* dans l'étude de Highton *et al.*, 2002). Ce genre est pourtant utilisé comme « outgroup » dans certaines études portant sur la phylogénie des vipères (Herrmann et Joger, 1997 ; Lenk *et al.*, 2001b). La très nette divergence morphologique de ce genre avec les autres *Viperinae* – en particulier, condition supposée primitive de ses écailles, de sa pupille ronde et de la morphologie de son appareil venimeux (Nagy *et al.*, 2005) ; différences dans l'organisation de l'appareil venimeux, du sac supra-nasal, pupilles rondes, topologie des artères différente, muscle adducteur externe profond divisé (voir par exemple Lenk *et al.*, 2001b, ou Herrmann et Joger, 1997) – justifie peut-être de mettre ce genre à part des autres *Viperinae*, comme préconisé par Ineich (1995) et Herrmann et Joger (1997). Cette proposition n'étant pas encore supportée par des critères moléculaires, et face au faible nombre d'études incorporant ce genre, il me semble pour l'instant prudent de la considérer comme une vipère, sans l'élever au rang de sous-famille, comme actuellement admis par l'EMBL Reptile Database ([D]).

III-1-2-2 – Cas des *Atractaspididae*

L'EMBL Reptile Database ([D]) reconnaît actuellement deux lignées dans la famille des *Atractaspididae* : la sous-famille des *Atractaspidinae* n'est composée que du genre *Atractaspis*, ensemble morphologiquement homogène de 18 espèces ; la sous-famille des *Aparallactinae* est quant à elle plus hétérogène, formée des genres *Aparallactus* (genre type , 11 espèces), *Amblyodipsas* (9 espèces), *Chilorhinophis* (3 espèces), *Micrelaps* (3 espèces), *Polemon* (13 espèces), *Xenocalamus* (5 espèces) et des quatre genres monotypiques *Brachyophis* (*B. revoili*), *Macrelaps* (*M. microlepidotus*), *Hypoptophis* (*H. wilsoni*) et *Elapotinus* (*E. picteti*).

Peu d'études incorporent plus d'un représentant de cette famille. Kraus et Brown (1998) et Nagy *et al.* (2003) rassemblent les deux genres *Atractaspis* et *Aparallactus*, auxquels Vidal et Hedges (2002) et Lawson *et al.* (2005) lient l'énigmatique genre monotypique *Homoroselaps* (*H. lacteus*), non-placé par l'EMBL Reptile Database ([D]) ; le regroupement de ces deux genres n'est pas résolu par Kelly *et al.* (2003).

Toutefois, Nagy *et al.* (2005), dans une étude portant sur la phylogénie des colubroides africains, a inclus 15 espèces de la famille : celle-ci est nettement monophylétique (bs MP de seulement 50% mais pp=100%) et séparée en deux lignées correspondant aux *Aparallactinae* (bs=76%, pp=100% ; genres *Aparallactus, Polemon, Macrelaps, Xenocalamus, Amblyodipsas*) et aux *Atractaspidinae*, les 7 représentants de cette étude du genre *Atractaspis* étant frères des deux spécimens inclus d'*Homoroselaps lacteus*.

Les *Atractaspidinae* sont des serpents fouisseurs africains à l'allure générale de couleuvre – par opposition à une allure générale de type vipère ([D]) – mais avec une queue courte (Ineich, 1995). L'articulation de leur maxillaire avec le pré-frontal est unique, permettant l'érection d'un seul crochet, latéralement (cf. III-1-1-1), et la glande à venin est extrêmement allongée vers l'arrière, se rapprochant des glandes des *Elapidae* ([D]). Par ailleurs, les toxines principales des venins du genre *Atractaspis* appartiennent à une famille de molécule unique, les sarafotoxines, un type de cardiotoxine qui n'est retrouvé que dans ce groupe (Ducancel, 2005). Le genre *Homoroselaps* a des crochets fixes comme ceux des

Elapidae ([D]). Les genres *Amblyodipsas*, *Xenocalamus* et *Micrelaps* possèdent des dents en avant du crochet mobile (Ineich, 1995).

L'union de ce groupe manifestement hétérogène a été faite initialement par comparaison de caractères des os du crâne et de la musculature des mâchoires (Lawson *et al.*, 2005). Toutefois, peu de groupes de serpents aussi petits que cette famille ont connus autant de changements taxonomiques. Ainsi, les *Aparallactinae* formaient autrefois une sous-famille de *Colubridae*, rassemblant également des serpents fouisseurs africains ; le genre *Homoroselaps*, encore énigmatique, a quant à lui fait plusieurs allers-retours avec les familles des *Elapidae* et des *Colubridae* avant d'être attribué à cette famille des *Atractaspididae* (Ineich, 1995). Des études immunologiques supportent notamment sa distinction de la famille (se reporter à Lawson *et al.*, 2005, pour la bibliographie correspondante).

Malgré tout, le peu de preuves concernant la monophylie de ce groupe vont dans le sens d'une validité de la famille et des deux sous-familles.

La position de ce groupe a plusieurs fois été modifiée. Ainsi, ils étaient initialement considérés comme des *Viperidae*, puis ont été inclus à la famille des *Colubridae*, avant d'être rapprochés plus fixement des *Elapidae*, d'abord comme taxon basal de la famille (bibliographie résumée par Heise *et al.*, 1995, par exemple). Ce rapprochement des *Atractaspididae* et des *Elapidae* est très souvent remarqué dans les études moléculaires : inclus à la famille (Heise *et al.*, 1995), rassemblés dans une classe avec les *Pseudoxyrhophiinae* (*Colubridae*) ; dans l'étude de Gravlund (2001), le genre *Atractaspis* est inclus dans une classe faiblement supportée (BS=1) dominée par les *Elapidae* et les *Boodontinae* ; la construction de Vidal et Hedges (2002) regroupe ces deux derniers ensemble en un groupe (*Atractaspididae*, *Elapidae*, *Boodontinae*, *Pseudoxyrhophiinae*), complété par les *Psammophiinae*, rassemblement également trouvé par Kelly *et al.* (2003), Nagy *et al.* (2003, 2005) et Lawson *et al.* (2005) ; l'étude controversée de Highton *et al.* (2002) inclus ce même genre dans une classe que les auteurs ne parviennent pas à expliquer, et qui ne correspond à rien de ce qui a été trouvé précédemment.

La position des *Atractaspididae* ne sera pas plus précisée pour le moment. On distingue tout de même facilement une association avec les *Elapidae* et divers autres groupes de *Colubridae*, annonçant la polyphylie de ces derniers en même temps qu'une révision du statut phylogénétique des familles des *Atractaspididae* et des *Elapidae*. Ces relations seront précisées au moment d'aborder le problème de l'actuelle famille des *Colubridae*.

III-1-2-3 – Cas des *Elapidae*

La famille des *Elapidae*, telle qu'actuellement définie par l'EMBL Reptile Database ([D]), regroupe 315 espèces réparties dans 60 genres et toutes protéroglyphes. Beaucoup représentent un danger mortel pour l'homme en cas de morsure : cobras, mambas, serpents corails, serpents marins…

La monophylie de cette famille ne fait aujourd'hui plus aucun doute. Les synapomorphies qui les définissent sont : une paire de crochets antérieurs élargis portée par les maxillaires, perte des dents maxillaires antérieures ; glande muqueuse accessoire sur le trajet du conduit de la glande à venin. De plus, tous les *Elapidae* possèdent un muscle externe superficiel adducteur de la mandibule, qui agit comme compresseur de la glande à venin (retrouvé aussi chez les genres *Apostolepis* (*Xenodontinae*) et *Atractaspis*) (Zaher, 1999).

L'hémipénis des *Elapidae* est en général légèrement bilobé, parfois unilobé (comme chez *Calliophis gracilis* par exemple) ; le sillon spermatique est toujours divisé, centripète ou légèrement centrolinéal, bifurqué au niveau de la fourche ; l'ornementation de l'organe est représenté par des spinules ou des épines de taille moyenne, réparties uniformément sur tout l'organe ; les calices et les volants, quand ils sont présents, sont limités à la région lobulaire (Zaher, 1999).

Presque toutes les études moléculaires respectent cette monophylie morphologique : Kraus et Brown (1998), Highton *et al*. (2002), Vidal et Hedges (2002, 2004), Kelly *et al*. (2003), Nagy *et al*. (2003, 2005), Vidal et David (2004), Pinou *et al*. (2004) et Lawson *et al*. (2005). Heise *et al*. (1995) montrent une famille paraphylétique par la position d'*Atractaspis* comme frère du genre *Bungarus* ; dans l'étude de Gravlund (2001), les *Elapidae* sont regroupés avec le genre *Atractaspis* et quatre colubridés dans une classe non résolue.

Deux sous-familles sont généralement reconnues à cette famille : la première (*Elapinae*) rassemble tous les élapidés africains, asiatiques et américains, dont les représentants les plus connus sont les genres *Naja* (cobra), *Bungarus* (bungares, ou « *kraits* » en anglais), *Dendroaspis* (mambas), *Ophiophagus* (monotypique par le célèbre *Ophiophagus hannah*, plus connu sous le nom de cobra royal), et les serpents corail américains (*Micrurus*) et asiatiques (*Calliophis*) ; la seconde rassemble les élapidés australasiens (notamment les serpents tigre, genre *Notechis*, ou les terribles taïpans, genre *Oxyuranus*) et les serpents marins (*Laticauda, Pelamis, Enhydrina, Aipysurus*, *Hydrophis*, etc.). Les relations entre ces différents groupes et la validité de ces deux ensembles seront présentées ultérieurement, après avoir discuté du problème de la famille des *Colubridae*.

III-1-2-4 – Problème de la famille des *Colubridae*

III-1-2-4-1 – Considérations morphologiques

Les trois familles présentées jusqu'à présent étaient toutes monophylétiques, adoptant ainsi assez bien la systématique déduite de la comparaison de l'appareil venimeux : les protéroglyphes correspondent bien à un ensemble monophylétique ; quant au caractère solénoglyphe, il est apparu deux fois indépendamment, donnant naissance à la famille des *Viperidae* et à celles des *Atractaspididae*, toutes deux monophylétiques (se référer aux parties III-1-2-1, -2, -3).

Le problème se pose en revanche pour la famille des *Colubridae*, créée afin de rassembler toutes les espèces de serpents manifestement « supérieurs » mais non-équipés de crochets antérieurs (caractère alors considéré comme une plésiomorphie). Cette seule définition de la famille suffit mettre en doute la monophylie de la famille, un groupe étant généralement désigné plus par la possession d'un caractère (apomorphie) que par son absence. Cette définition rejoint d'ailleurs le fait que cette famille « fourre-tout » contient 1827 espèces, soient presque 75% de l'ensemble des *Colubroidea*, réparties dans 12 familles ([D]).

Avant d'aller plus loin, il est fondamental de préciser que cette classification regroupant tous les animaux sans crochets antérieurs ne présage rien de la dangerosité de ce groupe. Comme il a été dit plus haut, la possession de ces crochets (vipères, crotales, cobras, etc.) rend plus important le risque de morsure et donc d'envenimation. Mais les membres de la famille des *Colubridae* sont régulièrement impliqués dans des accidents ophidiens, les genres *Dispholidus* et *Thelotornis* (*Colubrinae*), *Philodryas* (*Xenodontinae*), *Rhabdophis*

(*Natricinae*) et *Tachymenis* (*Dipsadinae insertae sedis*) ayant déjà été impliqués dans des accidents mortels (Ineich, 1995).

A l'heure actuelle, il n'existe aucun trait morphologique qui souscrive à la définition de synapomorphie – c'est-à-dire possédé par toute la famille et seulement par elle – pour cette famille des *Colubridae* (Ineich, 1995). Ceci rejoint d'ailleurs le fait que deux types dentaires, aglyphes et opisthoglyphes, sont nécessaires pour définir la denture de l'ensemble des *Colubridae* (voir la partie III-1-1-1). Les hémipénis, dont on a souligné plusieurs fois la pertinence dans le cadre d'une étude phylogénétique morphologique des serpents, sont également très variés entre les différentes sous-familles de ce groupe (Zaher, 1999). A titre d'exemple sont données en figure 25 les images obtenues à la loupe binoculaire des hémipénis de 6 espèces dans 6 sous-familles.

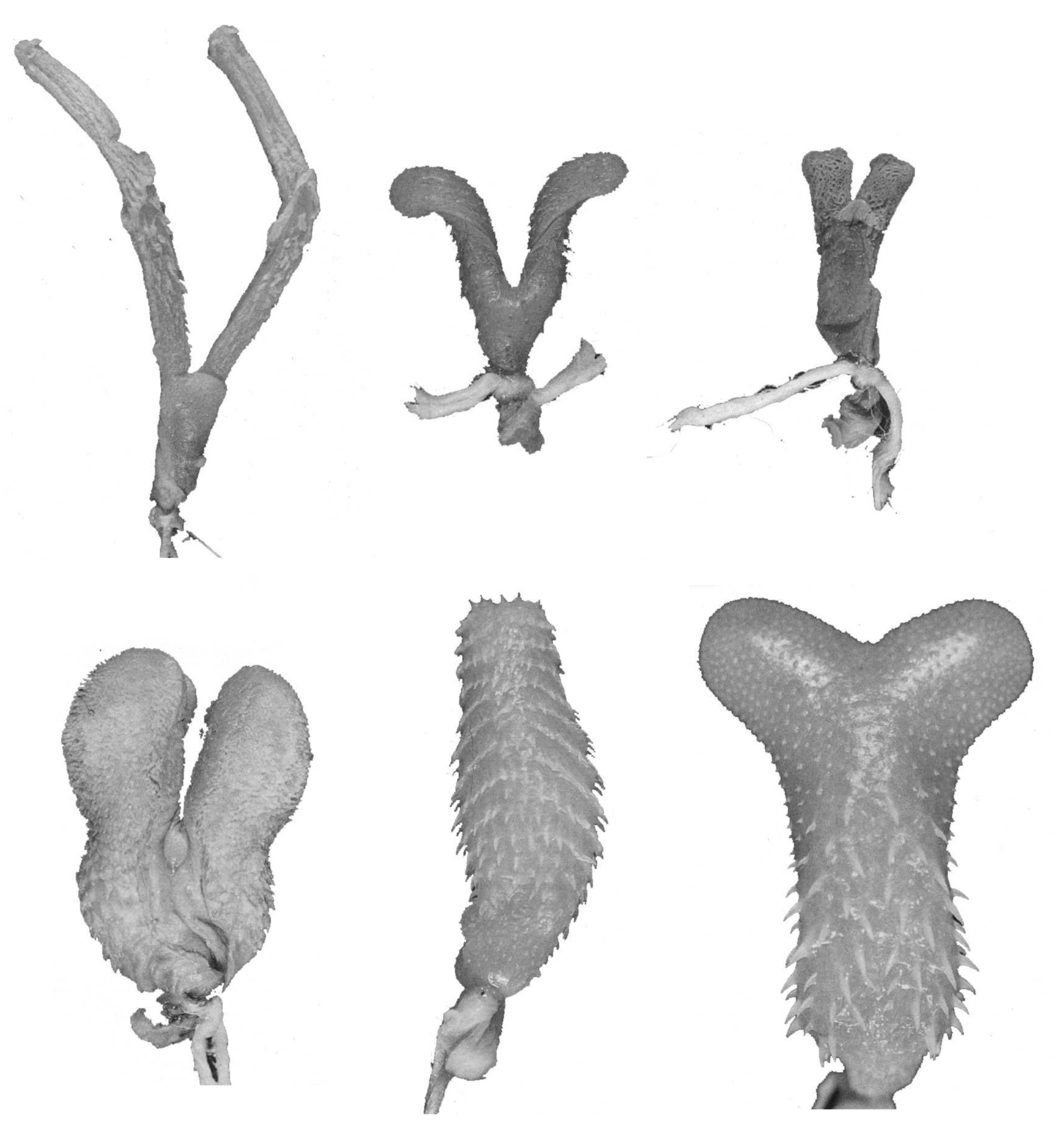


Figure 25. Structure à la loupe binoculaire de quelques hémipénis illustrant la diversité des *Colubridae*. De gauche à droite et de haut en bas : *Pareas margaritophora* (*Pareatinae*) ; *Oxyrhabdium modestum* (*Xenodermatinae*) ; *Calamaria linnaei* (*Calamariinae*) ; *Fordonia leucobalia* (*Homalopsinae*) ; *Lycodonomorphus rufulus* (*Boodontinae*) ; *Dromicodryas bernieri* (*Pseudoxyrhophiinae*). Seule la face non-sillonée de chaque organe est représentée. Les échelles ne sont pas forcément respectées. D'après Zaher (1999).

Toutes les études moléculaires récentes considèrent également la famille des *Colubridae*, telle qu'actuellement définie, comme paraphylétique et, une fois n'est pas coutume, cette reconnaissance ne souffre aucune exception. Les 12 sous-familles de ce vaste ensemble sont ainsi séparées en trois catégories : les sous-familles basales au sein des *Colubroidea* (ainsi rapprochées des *Viperidae*), celles qui sont rapprochées des *Elapidae* et des *Atractaspididae*, rapprochement introduit dans la partie III-1-2-2, et celles qui s'organisent en un bloc homogène autour de la sous-famille nominale des *Colubrinae*.

III-1-2-4-2 – Analyse moléculaire de Lawson *et al.* (2005)

Lawson *et al*. (2005) ont été les premiers à proposer les changements taxonomiques, utilisés dans cette thèse, qui permettent de redéfinir une famille monophylétique des *Colubroidea*, raison pour laquelle le protocole et les résultats de leur étude sont détaillés ici. Cette étude est très complète, incluant un « ingroup » de 89 espèces de serpents, représentant toutes les familles et sous-familles de *Caenophidia*, et étudié au moyen d'un gène nucléaire (*C-mos*) et d'un gène mitochondrial (*cyt b*) dont il n'est plus besoin maintenant de rappeler l'indépendance évolutive. Ces deux gènes ont été analysés indépendamment et ensemble (soient trois analyses), les constructions ayant été faites par les méthodes MP, ML et BI. Les analyses isolées de chaque gène n'étant pas statistiquement différentes l'une de l'autre, seuls les résultats des analyses combinées sont présentés, soient trois arbres, pour chacune des méthodes de construction. Comme c'est souvent le cas, l'arbre MP est moins résolu que les arbres ML et BI .

Les trois arbres identifient bien les *Colubroidea* comme un ensemble monophylétique (pp ML=100%, bs ML=100%, pp BI=100%, bs MP=91%). Au sein de cette superfamille, trois ensembles se partagent la position de groupe basal : les *Viperidae*, monophylétiques, les ***Pareatinae*** (représentés par le genre *Pareas*) et les ***Homalopsinae*** (représentés par le genre *Cerberus*). Les relations entre ces trois ensembles ne sont pas résolues. L'arbre ML supporte fortement la distinction de la sous-famille des *Homalopsinae* comme dérivée des deux autres (sœurs l'une de l'autre, mais supports <50%, et longueur de branche presque virtuelle) qu'une vue critique considèrerait comme un polytomie : ((*Pareatinae*) (*Viperidae*) (*Homalopsinae*) (autres *Colubroidea*)). L'arbre BI donne exactement la même configuration. La position dérivée des *Homalopsinae* est fortement supportée dans les deux arbres (pp ML=100%, bs ML=88%, pp BI=100%). L'arbre MP en revanche propose l'association des *Homalopsinae* avec les *Viperidae* selon la relation (*Pareatinae* ((*Homalopsinae*, *Viperidae*) (autres *Colubroidea*))). Ni la position basale des *Pareatinae*, ni l'association des deux autres ensembles ne sont supportés (bs MP<50%).

Les serpents restants (« autres *Colubroidea* ») forment une classe moyennement à fortement supportée dans les trois arbres (pp ML=98%, bs ML<50%, pp BI=98%, bs MP<50%). Ces serpents se décomposent immédiatement en deux groupes fortement supportés (sauf dans l'arbre MP), appelés respectivement classe A et B par les auteurs (Lawson *et al*., 2005). Plus encore que les supports statistiques, la composition exactement identique de ces trois classes dans les 3 arbres (y compris dans l'arbre MP peu résolu) est une preuve solide de leur signification phylogénétique.

La classe A (pp ML=100%, bs ML=67%, pp BI=100%, bs MP<50%) regroupe les familles des *Elapidae* et des *Atractaspididae* ainsi que les membres des sous-familles de *Colubridae* des ***Boodontinae***, des ***Psammophiinae***, des ***Pseudoxyrhophiinae*** et des ***Xenodermatinae*** (cette dernière étant uniquement représentée par le genre *Oxyrhabdium*). Par

ailleurs, cette classe A héberge également *Psammodynastes pulverulentus* (*Natricinae insertae sedis* par l'EMBL Reptile Database) et *Prosymna vissera* (*Colubrinae*).

La classe B (pp ML=100%, bs ML=56%, pp BI=100%, bs MP<50%) ne regroupe donc que des membres de l'actuelle famille des *Colubridae* ([D]) : sous-familles des ***Colubrinae***, des ***Calamariinae***, des ***Natricinae***, des ***Xenodontinae***, des ***Dipsadinae*** et des ***Pseudoxenodontinae*** (cette dernière étant uniquement représentée dans cette étude par *Pseudoxenodon karlschmidti*). Cette classe B regroupe également les espèces *Grayia smythii* et *Macroprotodon cucullatus*, toutes deux membres de la sous-famille des *Boodontinae*.

III-1-2-4-3 – Autres preuves moléculaires

Lawson *et al.* (2005) ont été les premiers à identifier formellement ces deux groupes et à en proposer une révision taxonomique. En réalité, ces groupes avaient été identifiés de nombreuses fois par d'autres études moléculaires antérieures, certes moins complètes et représentatives, l'étude de Lawson *et al.* (2005) ne venant alors que confirmer une suite de preuves convergentes sur la polyphylie des *Colubridae*. Dans la suite de cette partie, nous utiliserons les termes de classe A et de classe B telles que définies par Lawson *et al*. (2005), ainsi que le terme collectif de « groupe basal » pour tous les *Colubroidea* situés avant cette dichotomie (donc, dans l'étude de Lawson *et al*. (2005), ce « groupe basal » est composé des *Pareatinae*, des *Viperidae* et des *Homalopsinae*).

La position basale de certaines sous-familles de *Colubridae* apparaît régulièrement dans la bibliographie phylogénétique moléculaire des serpents supérieurs : le « groupe basal » est ainsi composé des *Homalopsinae* (représentés par le genre *Enhydris*) et des *Viperidae* dans l'étude de Heise *et al*. (1995), ces groupes étant situés à une trichotomie basale ; le « groupe basal » inclus les trois ensembles précédemment reconnus ainsi que les *Xenodermatinae* dans l'analyse de Vidal et Hedges (2002) selon la relation (*Xenodermatinae* (*Pareatinae* (*Viperidae* (*Homalopsinae* (classe A, classe B)))) ; les *Xenodermatinae* sont également inclus au « groupe basal » avec les *Viperidae* dans l'étude de Vidal et Hedges (2004), ceux-ci étant dérivés de ceux-là.

Dans d'autres études, ces relations sont plus variables. Kraus et Brown (1998) présentent un grand nombre d'analyses qu'ils identifient eux-mêmes comme mutuellement incohérentes. Toutefois, les *Xenodermatinae* et les *Viperinae* occupent toujours une position basale (les *Xenodermatinae* étant régulièrement liés au genre *Acrochordus*), et les sous-familles des *Homalopsinae* et des *Pareatinae*, bien que plus dérivées, sont toujours liées l'une à l'autre. De même Slowinski *et al*. ([36]) placent toujours les *Viperidae* et les *Pareatinae* dans le « groupe basal », les *Homalopsinae* se détachant généralement dans une position relativement basale au sein du groupe dérivé. Enfin, toutes les constructions de Kelly *et al.* (2003) placent la sous-famille des *Xenodermatinae* comme sœur du genre *Acrochordus*, les *Viperidae* étant toujours placés dans le « groupe basal », généralement rejoints par les *Pareatinae* ; les *Homalopsinae* sont soit le taxon le plus dérivé du « groupe basal », soit le taxon le plus basal de la classe A ou de la classe B, soit placés en trichotomie avec les deux classes A et B ; par ailleurs, quand les *Pareatinae* ne sont pas inclus dans le « groupe basal », ils forment une classe avec les *Homalopsinae* à la base de la classe A.

Concernant le groupe dérivé, de nombreuses études s'accordent avec la séparation des classes A et B telles que trouvées par Lawson *et al*. (2005) : Heise *et al.* (1995) placent une trichotomie terminale constituée des *Colubrinae*, des *Natricinae*, des *Dipsadinae* et des

Xenodontinae d'un côté (≡ classe B), les deux autres groupes étant les *Boodontinae* et les *Psammophiinae* (classe A) pour l'un, les *Elapidae* (classe A) pour l'autre ; Vidal et Hedges (2002) identifient les deux classes exactement identiques à celles de Lawson *et al*. (2005), incluant le déplacement des genres *Psammodynastes* et *Grayia* dans leurs nouvelles classes respectives ; Vidal et Hedges (2004) séparent les taxons terminaux en *Elapidae*/*Psammophiinae*/*Boodontinae* (ces deux derniers taxons étant collectivement appelés *Lamprophiidae* par les auteurs ; ≡ classe A) des *Colubrinae* et *Dipsadinae* (≡ classe B) ; si l'on excepte l'inclusion occasionnelle des *Pareatinae* et des *Homalopsinae* dans le groupe terminal, les deux classes terminales identifiées par Kelly *et al*. (2003) correspondent exactement aux classes identifiées par Lawson *et al*. (2005), incluant là encore le déplacement de *Grayia ornata* dans la classe B, à l'exception du genre *Homoroselaps*, déjà décrit comme énigmatique (partie I-2-2), inclus dans ¾ des constructions au sein de la classe B ; l'analyse sur les colubroides malgaches de Nagy *et al*. (2003) n'a pu inclure comme représentant de la classe B que les *Colubrinae*, qui sont toutefois nettement identifiés comme détachés à la base des autres taxons de l'étude (*Pseudoxyrhophiinae*, *Boodontinae*, *Elapidae*, *Atractaspididae*, *Psammophiinae* ≡ classe A) ; de même, Pinou *et al*. (2004) n'ont inclus dans leur étude que les *Elapidae* comme représentants de la classe A, nettement détachés des *Colubrinae*, *Natricinae*, *Dipsadinae* et *Xenodontinae* (≡ classe B) ; Vidal et David 2004 séparent nettement les *Elapinae* et *Hydrophiinae* (≡ classe A) des *Colubrinae* et *Dipsadinae* (≡ classe B) ; enfin, Nagy *et al.* (2005) placent les *Colubrinae* (acceptant le genre *Grayia* comme taxon basal) à la base d'une classe comprenant les *Elapidae*, *Pseudoxyrhophiinae*, *Psammophiinae* *Boodontinae* (*Lamprophiinae* d'après les auteurs) et les *Atractaspididae* (≡ classe B).

En résumer sur ce détail des relations proposées au sein du groupe dérivé par les différentes études moléculaires, il apparaît donc que, bien que les « ingroups » de ces études soient plus ou moins importants et représentatifs, les classes A et B telles qu'identifiées par Lawson *et al*. (2005) sont toujours retrouvées.

Cette séparation des sous-familles de la famille des *Colubridae* en deux groupes, l'un d'eux se rattachant aux *Elapidae* et l'autre restant lié à la sous-famille nominale, correspond à une réalité géographique. En effet, les sous-familles des *Psammophiinae*, des *Pseudoxyrhophiinae* et des *Boodontinae* sont principalement africaines, et dans tous les cas limitées à l'Ancien Monde. Les sous-familles des *Natricinae* et des *Colubrinae* sont en revanche réparties mondialement, et celles des *Pseudoxenodontinae*, des *Xenodontinae* et des *Dipsadinae* sont exclusivement réparties sur les continents américains (voir notamment Nagy *et al*., 2005).

Précisons pour finir que ces études utilisent une grande variété de gènes pour arriver à ces conclusions : gènes codant pour les ARNt 12S et 16S (Heise *et al*., 1995 ; Gravlund, 2001 ; Pinou *et al*., 2004), gène codant pour la sous-unité 4 de la NADH déshydrogénase (*ND4* ; Kraus et Brown, 1998), la paire de gènes *C-mos* et *cyt b* (Slowinski et Lawson, 2002 ; Lawson *et al*., 2005) à laquelle Nagy *et al*. (2005) rajoutent le gène codant pour l'ARNt 16S ; le trio *cyt b*, 12S et 16S utilisé avec *C-mos* (Vidal et Hedges, 2002) ou avec *ND4* (Kelly *et al*., 2003) ; *RAG1* et *C-mos* (Vidal et Hedges, 2004). Les deux lignées nucléaires et mitochondriales des gènes, considérées comme indépendantes, sont ainsi représentées. La fiabilité de tous ces résultats, quand ils sont pris collectivement, est donc maximale. Les preuves me semblent donc suffisantes pour appliquer les changements taxonomiques proposés par Lawson *et al*. (2005), même s'ils remettent en cause presque toute la classification actuellement admise pour les *Colubroidea* par l'EMBL Reptile Database ([D]).

III-1-3 – Révisions taxonomiques des *Colubroidea*

Il a déjà été question de la monophylie des trois premières familles (*Viperidae*, *Atractaspididae*, *Elapidae*), largement admise même si plusieurs autres études seront nécessaires pour garantir la monophylie de l'ensemble de la famille des *Atractaspididae*. En revanche, toutes les études moléculaires supportent que les *Colubridae* ne sont pas monophylétiques, monophylie qui n'est d'ailleurs supportée morphologiquement par aucun caractère.

Trois ensembles se détachent nettement : des ensembles successivement sœurs les uns des autres comprenant les *Viperidae*, les *Homalopsinae*, les *Pareatinae* et les *Xenodermatinae*. Ces derniers n'avaient pas été considérés comme appartenant au « groupe basal » dans l'étude de Lawson *et al.* (2005) : le genre *Oxyrhabdium* était successivement placé comme basal de la classe A (*sensu* Lawson *et al.*, 2005) dans l'arbre ML, sœur des *Elapidae* dans l'arbre BI, ou groupé avec *Prosymna visseri* comme sœur de cette même famille dans l'arbre MP. Aucune de ces associations n'était fortement supportée. En revanche, chaque autre fois où ils ont été intégrés à l'étude (Kraus et Brown, 1998 ; Vidal et Hedges, 2002, 2004 ; Kelly *et al.*, 2003 ; Vidal et David, 2004), ils sont placés en position basale, parfois même frères des *Acrochordoidea* (Kraus et Brown, 1998 ; Kelly *et al.*, 2003). L'inclusion de cette sous-famille au groupe basal me paraît donc fortement supportée.

Signalons qu'Underwood (1999), dans la conclusion de son article portant sur la monophylie morphologique des *Viperidae*, précise que les *Homalopsinae* pourraient être le plus proche parent des vipères (présence d'une glande dentale, pupille en général verticale, sinus génital femelle parfois très proche de celui des *Viperidae*), supportant l'inclusion de cette sous-famille au « groupe basal ».

Le deux groupes dérivés sont monophylétiques. Ceux-ci se composent respectivement des familles des *Elapidae* et des *Atractaspididae* ainsi que des sous-familles des *Psammophiinae*, des *Boodontinae* et des *Pseudoxyrhophiinae* pour la première (soit la classe A *sensu* Lawson *et al.*, 2005, à laquelle on a retiré les *Xenodermatinae*), et les sous-familles restantes des *Colubridae*, c'est-à-dire les *Pseudoxenodontinae*, les *Xenodontinae*, les *Dipsadinae*, les *Natricinae*, les *Calamariinae* et les *Colubrinae*, pour la seconde (correspondant exactement à la classe B *sensu* Lawson *et al.*, 2005).

Face au très bon support pour l'association de ces deux classes et du « groupe basal », les changements taxonomiques proposés par Lawson *et al.* (2005) sont acceptés : les *Pareatinae* et les *Homalopsinae* sont élevés au rang de familles des ***Pareatidae*** et des ***Homalopsidae*** ; le rang taxonomique des actuelles familles des *Elapidae* et des *Atractaspididae* est incohérent avec leur appartenance avec un ensemble plus vaste dérivé de rangs familiaux, ceux-ci sont donc rétrogradés au rang de sous-familles (respectivement des ***Elapinae*** et des ***Atractaspidinae***) ; la classe B contenant la sous-famille nominale de la famille des *Colubridae*, c'est elle qui correspond à la nouvelle famille des ***Colubridae***, renommée pour n'inclure que les sous-familles des *Colubrinae*, des *Pseudoxenodontinae*, des *Xenodontinae*, des *Dipsadinae*, des *Natricinae* et des *Calamariinae* ; le nom d'***Elapidae*** est valide pour la classe B, celle-ci est donc renommée pour inclure les sous-familles des *Psammophiinae*, des *Boodontinae*, des *Pseudoxyrhophiinae* ainsi que les nouvelles sous-familles des *Elapinae* et des *Atractaspidinae* (Lawson *et al.*, 2005).

Par ailleurs, même si l'étude de Lawson *et al*. (2005) ne leur permettait pas de proposer ce changement, la sous-famille des *Xenodermatinae* est également élevée au rang de famille. L'ensemble des modifications apportées est résumée dans la figure 26.

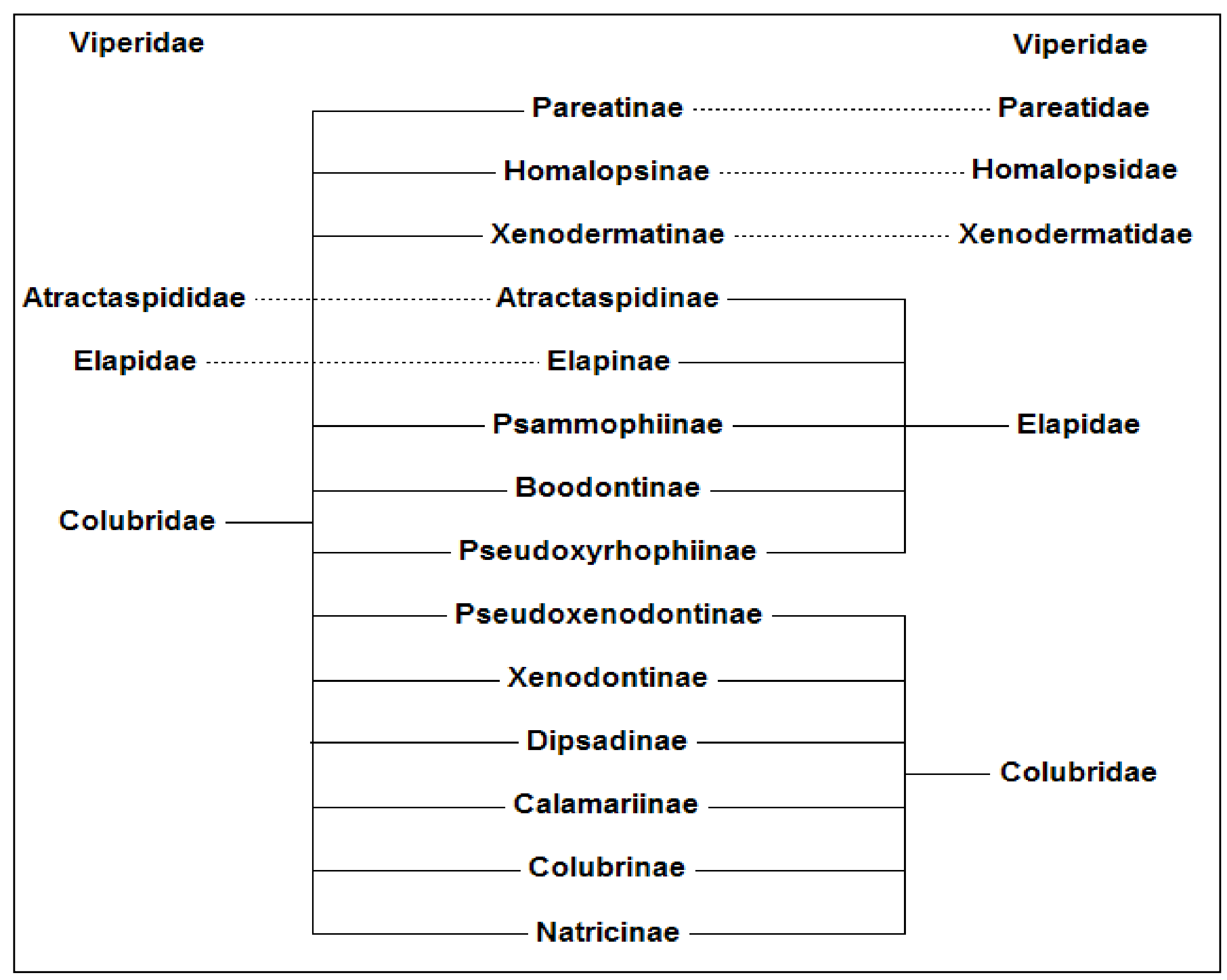


Figure 26. Classifications actuelle et actualisée des *Colubroidea*. Sont présentées les relations entre les sous-familles (milieu) et les familles (côtés), pour la nomenclature admise par l'EMBL Reptile Database (à gauche) et de la nouvelle nomenclature proposée (à droite). Les traits pleins correspondent aux relations de parenté entre familles et sous-familles ; les traits en pointillés correspondent à des changements de rang taxonomique (donc les traits en pointillés situés à gauche définissent le passage d'une famille au rang de sous-famille, ceux situés sur la droite définissent l'élévation d'une sous-famille au rang de famille). Seuls les *Viperidae* ne sont pas concernés par ces modifications taxonomiques. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette nomenclature et pour la bibliographie associée.

Il n'a volontairement été traité précédemment que des études qui supportaient ces changements taxonomiques, afin de ne pas surcharger des explications déjà nombreuses et compliquées. Un petit nombre d'études réfute pourtant cette nouvelle classification. L'une d'elle (Highton *et al*., 2002), par des études allozymiques, mélange complètement toute la classification proposée ci-dessous : les « *Elapidae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) sont ainsi logés au milieu des *Xenodontinae*, les « *Atractaspididae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) sont inclus au milieu d'une classe rassemblant deux *Colubrinae*, deux *Xenodontinae* ainsi qu'un boa de la famille des *Tropidophiinae* ; les *Homalopsidae* sont frères du genre *Acrochordus* dans une position dérivée à mi-hauteur de l'arbre des *Colubroidea*. Il est difficile de tenir compte de ces relations tant elles rapprochent des taxons différents (*vide supra*).

L'étude de Kraus et Brown (1998) nous présentent une grande quantité d'analyses, apportant des résultats mutuellement incompatibles. Les *Pareatidae* sont en général associés aux *Homalopsidae*, et les *Xenodermatidae* sont en général en position basale, sous-famille parfois sœur des *Acrochordidae*. Mais là encore, le rapprochement de taxons éloignés rend difficile l'interprétation de ces associations, ce que reconnaissent eux-mêmes les auteurs (Kraus et Brown, 1998) en précisant que leur méthode doit comporter des erreurs (voir par exemple une classe terminale rassemblant les *Viperidae*, les *Natricinae*, les *Elapinae*, les *Pseudoxyrhophiinae* et les *Atractaspidinae* dans un de leurs deux arbres « préférés »).

L'interprétation de l'étude de Gravlund (2001) est plus délicate, tout d'abord parce que plusieurs relations ne sont pas résolues et certaines l'étant très faiblement (BS=1, c'est à dire qu'une seule « marche » est à franchir pour que ce groupe ne soit pas monophylétique). En particulier, la base de l'arbre est représentée par une trichotomie correspondant pour les deux premiers aux *Psammophiinae* et à un groupe très peu supporté (BS=1) rassemblant les cinq *Elapinae* de l'étude, le genre *Atractaspis*, trois *Boodontinae* et un *Xenodontinae* (le genre *Xenodon* qui, on le verra lors de l'étude de la sous-famille des *Xenodontinae*, a une position très variable). Ces deux groupes correspondent donc, à l'exception de *Xenodon*, à des membres de la famille des *Elapidae*. Le troisième groupe contient tous les autres serpents, classe également supportée par un « branch support » minimal de 1. Cette classe contient un groupe basal rassemblant les *Viperidae* et les *Homalopsidae*, collectivement sœurs des *Natricinae*, des autres *Xenodontinae* de l'étude, et des *Colubrinae*, soit à la famille des *Colubridae*. Ainsi, une vision un peu plus conservative (c'est-à-dire, en franchissant la marche en question, comme proposé par l'auteur ; Gravlund, 2001) aboutit à un arbre, certes moins résolu, mais qui ne contredit plus les récentes modifications apportées comme indiqué dans la figure 27.

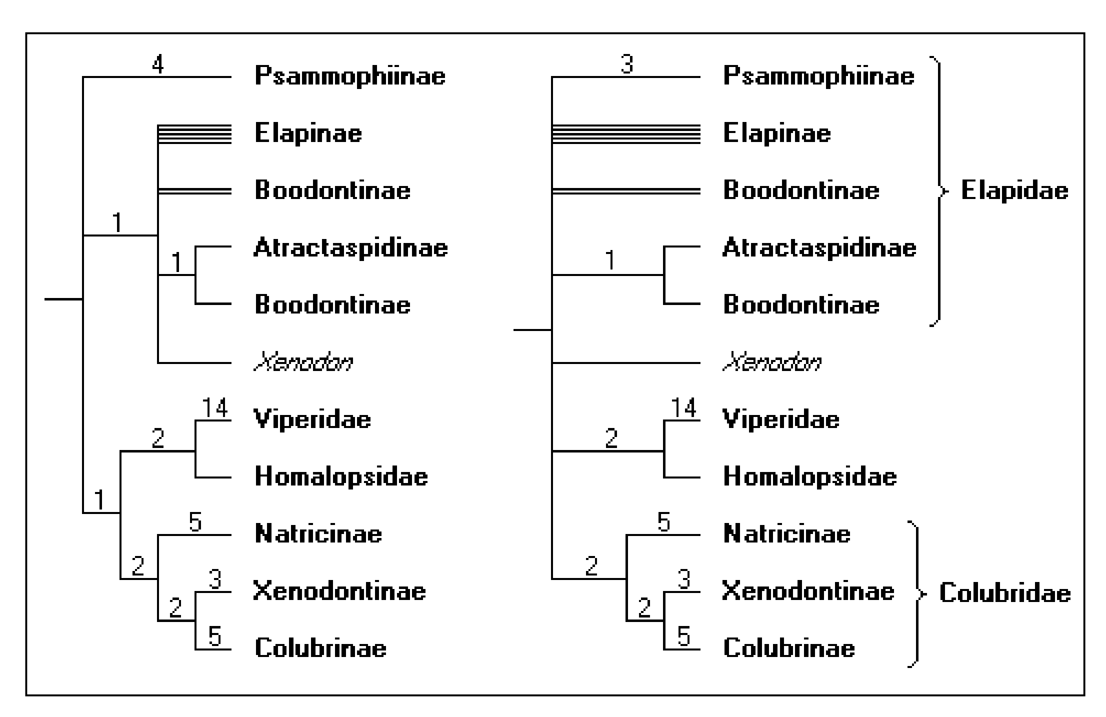


Figure 27. Interprétation possible de l'étude de Gravlund (2001). L'arbre de gauche présente l'arbre tel qu'il a été initiallement obtenu. Cet arbre contredisait les nouvelles modifications apportées à la taxonomie des *Colubroidea* (figure 26). Une vision plus conservative correspond à l'arbre de droite, moins résolu, mais ne contredisant pas ces modifications taxonomiques. Les valeurs au-dessus des branches correspondent aux bremmer supports. Notez bien que les noms des taxons correspondent à la nomenclature actualisée. D'après Gravlund (2001).

Par ailleurs, deux études placent un taxon inhabituel en position basale : Nagy *et al.* (2005) considèrent les *Natricinae* (représentés par le seul genre *Natriciteres*) comme frères des classes A et B collectivement (cette association n'est supportée qu'à 52%) ; et Pinou *et al.* (2004) considèrent la sous-famille des *Psammophiinae* (que les auteurs désignent comme *Lamprophiidae*) comme basale de tous les *Colubroidea*. Si cette dernière relation est faiblement supportée, on peut s'étonner qu'elle corresponde partiellement aux résultats trouvés par Gravlund (2001). Toutefois, toutes les autres études incorporant des représentants de cette sous-famille la place au sein de la famille des *Elapidae* avec des supports moyens à forts (Vidal et Hedges, 2002, 2004 ; Kelly *et al.*, 2003 ; Nagy *et al.*, 2003, 2005 ; Vidal et David, 2004 ; Lawson *et al.*, 2005), à l'exception de Heise *et al.* (1995) qui la groupent avec un *Boodontinae* dans une trichotomie entre les *Colubridae* et les autres *Elapidae*.

III-1-4 – Nouvelle phylogénie des *Colubroidea*

L'un des buts de cette thèse était de mettre à jour les connaissances taxonomiques au sein des *Colubroidea*, et notamment en ce qui concerne les relations supérieurs (familles et sous-familles) de cette superfamille, ce qui a été l'objet de la partie précédente. Toutefois, les relations entre ces familles et superfamilles n'ont été qu'abordées, notamment en constatant l'existence des deux classes A (famille des *Elapidae*) et B (famille des *Colubridae*) et de ce qu'on a appelé le « groupe basal ».

Ces relations – la phylogénie proprement dite – n'ont pas été décrites dans la partie précédente, qui parlait avant tout de taxonomie, pour des raisons bassement logistiques. L'établissement de ces changements s'est fait par comparaison des résultats de 13 études moléculaires, représentant plus de 35 arbres phylogénétiques différents, au sein desquels il s'agit à chaque fois d'identifier des relations privilégiées, supportées par un nombre maximal d'études et infirmées le moins possible. Le simple établissement des trois groupes identifiés précédemment a donné lieu a des explications déjà suffisamment compliquées pour qu'il ne soit pas besoin de situer les différents constituants de ces groupes entre eux.

Cette partie va donc préciser ces relations autant qu'il est possible de le faire, en s'appuyant sur la nomenclature définie dans la partie précédente et résumée dans la figure 26, chacun des trois groupes étant vu successivement. Pour ne pas surcharger cette partie, la monophylie de chacune des familles et sous-familles sera considérée comme acquise, sauf mention contraire, et sera vue dans la partie traitant spécifiquement de chacun de ces groupes.

III-1-4-1 – Relations supérieures au sein du « groupe basal »

Le groupe basal est donc composé des familles des *Viperidae*, seul groupe à ne pas avoir été concerné par les révisions taxonomiques, des *Pareatidae*, des *Homalopsidae* et des *Xenodermatidae* (cette dernière étant une sous-famille des *Elapidae* dans l'étude de Lawson *et al.*, 2005). Un faible nombre d'études inclus des représentants de plus de deux de ces familles, rendant l'interprétation de leur phylogénie délicate.

Quand la famille des *Xenodermatidae* est incluse dans l'étude, elle est systématiquement la plus basale du groupe (Kraus et Brown, 1998 ; Vidal et Hedges, 2002, 2004 ; Kelly *et al.*, 2003 ; Vidal et David, 2004), parfois même associée aux *Acrochordoidea* (Kraus et Brown, 1998 ; Kelly *et al.*, 2003), sauf dans l'étude de Lawson *et al.* (2005) où elle est incluse aux *Elapidae*. L'inclusion de cette famille aux *Acrochordoidea* est pour le moins surprenante et, finalement, assez lourde de conséquence, puisqu'elle imposerait de redéfinir,

comme proposé par Kelly *et al*. (2003), les deux superfamilles des *Acrochordoidea* et des *Colubroidea*, pourtant bien définies morphologiquement et, le plus généralement, reconnues par des données moléculaires. Quand cette association est proposée, elle est toutefois assez bien voire très bien supportée. Ce résultat est donc fortement suspect et donnera peut-être lieu à des études ultérieures spécifiquement orientées pour résoudre ces associations. Pour le moment, faute de preuves assez nombreuses, nous considérerons la famille des *Xenodermatidae* comme la plus basale des *Colubroidea*.

Cette position basale des *Xenodermatidae* est en accord avec des critères morphologiques, en particulier l'absence de dentition maxillaire différenciée ; ces serpents possèdent toutefois, contrairement aux *Acrochordidae*, des cordons glandulaires muqueux et/ou séreux le long de la région supralabiale (Vidal et Hedges, 2002).

La position des trois autres familles est plus difficile à statuer. La partie I-3-2-3 a notamment montré que 15 arbres peuvent décrire les relations entre 4 taxons (les trois familles, plus le groupe terminal des *Elapidae*/*Colubridae*), et presque toutes sont proposées dans les différentes études.

Heise *et al*. (1995) ne résolvent pas les associations entre les *Viperidae*, les *Homalopsidae*, et le duo des familles terminales (*Elapidae* et *Colubridae*), placées en trichotomie. De nombreuses associations différentes sont proposées par Kraus et Brown (1998), regroupant souvent les *Pareatidae* comme sœurs des *Homalopsidae* ; de plus, dans l'arbre qui identifie le mieux les familles des *Elapidae* et des *Colubridae*, la famille des *Viperidae* est basale (supporté à 98% ; les deux autres familles sont alors incluses aux *Colubridae*). Cette position basale des *Viperidae* est constamment retrouvée dans toutes les analyses de Kelly *et al*. (2003), qui placent la famille des *Homalopsidae* comme sœur des familles terminales ou comme famille basale au sein de ces familles, les *Pareatidae* occupant une position intermédiaire entre les *Viperidae* et les *Homalopsidae*. Cette position basale des *Viperidae* par rapport aux *Pareatidae* est également retrouvée dans plusieurs des constructions de Slowinski et Lawson (2002), moyennement supportée (77%, 77%, 58% et 54%) alors que la position basale des *Pareatidae*, si elle n'est supportée que dans deux constructions, l'est à 99% dans l'arbre BI pour le gène *cyt b* (l'autre étant <50% dans l'arbre MP pour ce même gène). Par contre, la position dérivée des *Homalopsidae* est retrouvée dans tous les arbres de cette étude (Slowinski et Lawson, 2002). Celle-ci est également retrouvée par Vidal et Hedges (2002), qui placent par ailleurs les *Pareatidae* en position basale (supports <50%). Enfin, Lawson *et al.* (2005) ne résolvent pas les relations entre les *Pareatidae* et les *Viperidae*, la famille des *Homalopsidae* étant par contre bien supportée comme sœur des *Colubridae*/*Elapidae*.

En résumer, les *Xenodermatidae* occupent la position la plus basale (voire, appartiennent aux *Acrochordoidea*), et les *Homalopsidae* occupent vraisemblablement la position la plus dérivée. Concernant les relations des *Pareatidae* et des *Viperidae* on pourrait les considérer comme non résolues entre ces deux familles.

Toutefois, la position basale des *Viperidae* par rapport aux *Pareatidae* a ma préférence. Cette configuration est plus généralement rencontrée que la position basale des *Pareatidae* (et les deux familles ne sont presque jamais sœurs). De plus, les constructions qui supportent (très fortement pour l'une d'entre elles) la position basale des *Pareatidae* dans l'étude de Slowinski et Lawson (2002) correspondent à des constructions rendant les familles des *Colubridae* et des *Elapidae* paraphylétiques, alors que les constructions favorisant la

position basale des *Viperidae* font de ces deux familles des ensembles monophylétiques bien distincts ; cette position basale des *Pareatidae* est très peu supportée (<50%) dans l'étude de Vidal et Hedges (2002).

Précisons toutefois que la position basale des *Pareatidae* par rapport aux *Viperidae* rendrait bien compte du fait que tous les *Caenophidia*, à l'exclusion des *Xenodermatidae* et des *Pareatidae*, possèdent une glande à venin (Vidal et Hedges, 2002). L'ensemble de ces relations est résumé dans la figure 28.

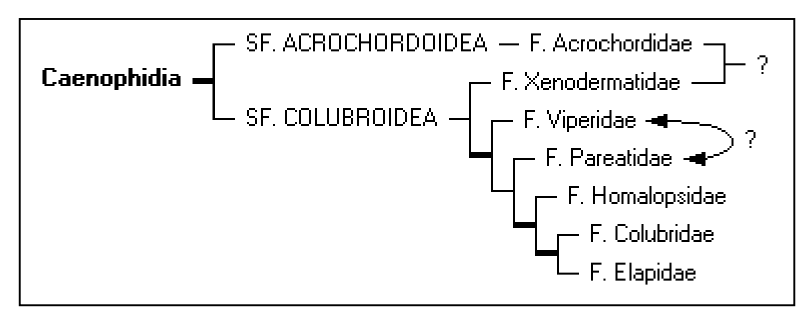


Figure 28. Relations supérieures au sein des *Caenophidia*. Cet arbre présente les relations les plus probables entre les familles de *Caenophidia*, actualisées par les récentes études moléculaires. Les deux principales incertitudes concernent la position des *Xenodermatidae*, peut-être inclus aux *Acrochordoidea*, et la position respective des *Viperidae* et des *Pareatidae*. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée. Les abréviations SF. et F. désignent respectivement les superfamilles et les familles.

III-1-4-2 – Relations supérieures au sein des *Elapidae*

La famille des *Elapidae* est formée de cinq sous-familles : les *Elapinae*, les *Atractaspidinae*, les *Boodontinae*, les *Psammophiinae* et les *Pseudoxyrhophiinae*. Les relations qui unissent ces groupes sont bien moins définies que celles qui organisent le groupe basal.

En particulier, les *Elapinae* sont tantôt la première sous-famille à se détacher de la famille (Kraus et Brown, 1998 ; Slowinski et Lawson, 2002 ; Vidal et Hedges, 2002 ; Nagy *et al.,* 2005) tantôt le membre le plus terminal (Nagy *et al*., 2005), y compris au sein d'une même étude, comme Lawson *et al.* (2005) qui, dans leurs trois arbres, considèrent tour à tour les *Elapinae* comme sous-famille basale (arbre ML), terminale (arbre MP), ou non-résolue (arbre BI). Aucune des deux possibilités n'est fortement supportée.

De même, les associations de certains groupes sont très variables. Ainsi, si Kelly *et al.* (2003) associent relativement bien les *Pseudoxyrhophiinae* aux *Elapinae*, l'étude de Lawson *et al*. (2005) les lie plutôt aux *Psammophiinae* (mais seul le support de l'arbre BI, égal à 75%, est supérieur à 50%) et Nagy *et al*. (2003) les considèrent comme la sous-famille basale des *Elapidae* ; l'étude de Nagy *et al*. (2005) s'accorde tour à tour avec ces deux dernières propositions, et Vidal et David (2004) et Vidal et Hedges (2004) leur préfèrent les *Boodontinae* comme taxon frère (les *Psammophiinae* et les *Atractaspidinae* n'ont pas été inclus dans ces deux dernières études).

Les *Atractaspidinae* acceptent presque toutes les associations possibles : terminaux avec les *Psammophiinae* par Nagy *et al*. (2003) ou avec les *Boodontinae* ou les *Elapinae* par Nagy *et al*. (2005) ; paraphylétiques par Kelly *et al*. (2003), le genre *Aparallactus* étant lié aux *Boodontinae* ; associés aux *Boodontinae* (position intermédiaire) ou aux *Elapinae*

(position terminale) dans l'étude de Lawson *et al.* (2005) ; ou associés en position terminale avec un *Boodontinae* (*Mehelya*) ou avec les *Psammophiinae* dans celle de Vidal et Hedges (2002).

Face à toutes ces relations différentes (et seules ont été discutées ici les relations qui revenaient plusieurs fois), la vision la plus prudente consiste à considérer le position respective de toutes ces sous-familles comme non résolue, même si les *Elapinae* semblent plutôt basaux, les *Atractaspidinae* plutôt terminaux, et les *Pseudoxyrhophiinae* plutôt liés aux *Boodontinae* et/ou aux *Psammophiinae*. A noter que la position basale des *Elapinae* permet de grouper ensemble toutes les autres sous-familles en un ensemble exclusivement africain (voir en particulier Vidal et Hedges, 2002).

Une chose semble un peu plus certaine : les *Boodontinae* ne sont pas monophylétiques. Gravlund (2001) les inclus dans une classe non résolue contenant les *Elapinae*, l'un d'eux (*Lamprophis*) étant lié aux *Atractaspidinae* ; dans l'analyse incorporant le plus de taxons, les genres *Pseudaspis* et *Duberria* (ce dernier étant placé dans les *Boodontinae* comme *insertae sedis* par l'EMBL Reptile Database, [D]) sont détachés l'un de l'autre et d'une classe regroupant les 4 autres *Boodontinae* de cette étude (Vidal et Hedges, 2002) ; les deux genres *Mehelya* et *Lamprophis* sont rendus paraphylétiques par la position du genre *Aparallactus* (*Atractaspidinae*) par Kelly *et al.* (2003) ; les deux *Boodontinae* inclus à l'étude de Nagy *et al.* (2003) sont placés l'un à la base des *Elapinae* (*Pythonodipsas*) et l'autre comme frère des *Psammophiinae* (*Lamprophis*) ; le genre *Buhoma* (*insertae sedis* d'après l'EMBL Reptile Database, [D]) est soit basal des trois autres *Boodontinae*, soit lié aux *Psammophiinae* (Nagy *et al.*, 2005) ; enfin le genre *Duberria* est toujours inclus au sein des *Pseudoxyrhophiinae* (Lawson *et al.*, 2005).

Par ailleurs, le genre *Grayia*, quand il est inclus aux études, est toujours inclus aux *Colubridae*, le plus souvent comme taxon basal des *Colubrinae* (Vidal et Hedges, 2002 ; Kelly *et al.*, 2003 ; Pinou *et al.*, 2004 ; Nagy *et al.*, [183] ; Lawson *et al.*, 2005). Précisons que Kelly *et al.* (2003) considèrent ce genre comme « *unplaced* », et Pinou *et al.* ([183]) en font un « *Grayiinae* », sous-famille qu'ils indiquent eux-même entre guillemets. La distinction de ce genre en une sous-famille distincte est cohérente avec des données hémipéniennes : les *Colubrinae* ont des hémipénis asymétriques, dont le sillon spermatique a perdu une branche, alors que le genre *Grayia* a un hémipénis symétrique avec un sillon spermatique fourchu (Kelly *et al.*, 2003).

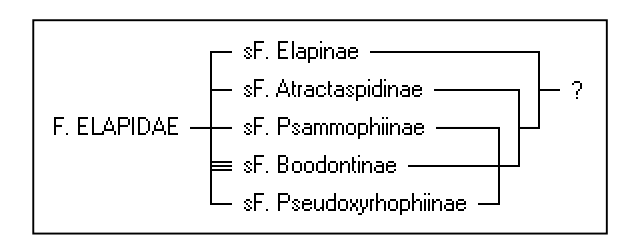


Figure 29. Relations supérieures au sein des *Elapidae*. Les études moléculaires sont largement en désaccord sur la phylogénie supérieure de la famille des *Elapidae*, et les études morphologique ne nous donnent aucune information sur cette question. La position basale des *Elapinae* et le rapprochement des *Psammophiinae*, *Boodontinae* et *Pseudoxyrhophiinae* est purement hypothétique. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée. Les abréviations F. et sF. désignent respectivement des familles et sous-familles.

III-1-4-3 – Relations supérieures au sein des *Colubridae*

La famille des *Colubridae*, qui a été amputée de la moitié de ses membres, n'est plus composée que de 6 sous-familles : les *Colubrinae*, les *Natricinae*, les *Calamariinae*, les *Xenodontinae*, les *Pseudoxenodontinae* et les *Dipsadinae*. Les relations entre ces 6 groupes sont un peu mieux résolues que celles unissant les *Elapidae*.

En particulier, deux lignées, bien identifiées par Lawson *et al*. (2005), semblent se détacher : une lignée rassemblant les *Pseudoxenodontinae*, les *Xenodontinae* et les *Dipsadinae*, et une autre comprenant les *Natricinae*, les *Calamariinae* et les *Colubrinae*. Cette distinction est retrouvée dans les mêmes termes par Vidal et Hedges (2002). Kelly *et al*. (2003) séparent bien les *Xenodontinae* et *Dipsadinae* d'un côté, les *Calamariinae* et les *Colubrinae* de l'autre, mais associent les *Natricinae* au premier groupe. Highton *et al*. (2002), seule autre étude rassemblant les cinq sous-espèces principales (à l'exclusion des deux genres de *Pseudoxenodontinae*), mélange toutes ces associations comme il a déjà été remarqué plusieurs fois pour cette étude : les *Dipsadinae* et les *Xenodontinae* occupent une position basale, suivie d'une partie des *Colubrinae* (tribus des *Boigini* et des *Philophthamni*, *vide infra*), puis d'une classe rassemblant pêle-mêle des *Calamariinae*, des *Psammophiinae*, des *Dipsadinae* et des *Xenodontinae*, laissant les *Natricinae* et la tribu des *Colubrini* (tribu type des *Colubrinae*, *vide infra*) en position terminale. Au final, si l'on considère les *Dipsadinae* et les *Xenodontinae* rassemblés avec les *Calamariinae* (et des *Psammophiinae*…), la dichotomie est également retrouvée par cette étude.

Slowinski et Lawson (2002), qui n'ont pas incorporé de *Calamariinae*, séparent les *Xenodontinae* et les *Dipsadinae* d'un côté, les *Natricinae* et les *Colubrinae* de l'autre, les *Pseudoxenodontinae* occupant seuls la position basale de la famille. Pinou *et al*. (2004) et Heise *et al*. (1995) retrouvent la position basale des *Natricinae* par rapport aux *Dipsadinae* et *Xenodontinae* identifiée par Kelly *et al.* (2003), relation proposée dans la construction de Vidal et Hedges (2002) incorporant un nombre restreint de taxons.

Le regroupement des *Natricinae* avec les *Colubrinae* et les *Calamariinae* n'est pas mieux ni moins bien supporté que leur association avec les *Xenodontinae* et *Dipsadinae* ; toutefois, cette première association a ma préférence sur la seconde du fait de la meilleure représentativité de l'étude de Lawson *et al*. (2005). De plus, les trois études supportant la seconde association (Heise *et al*., 1995 ; Pinou *et al*., 2004 ; Kelly *et al*., 2003) n'utilisent que des gènes mitochondriaux (12S, 16S, *ND4*, *cyt b*), alors que celles supportant la première association utilisent des gènes mixtes, incorporant le gène nucléaire *C-mos*.

Une chose est certaine dans cette famille, les *Dipsadinae* et les *Xenodontinae*, tels qu'actuellement définis par l'EMBL Reptile Database ([D]), forment ensemble un groupe monophylétique, mais sont tous les deux paraphylétiques. Toutes les études incorporant des représentants de ces deux sous-familles (qui d'ailleurs sont fréquemment identifiés autrement que la classification admise par l'EMBL Reptile Database, [D]) les mélangent (Heise *et al*., 1995 ; Vidal et Hedges, 2002, 2004 ; Highton *et al*., 2002 ; Kelly *et al*., 2003 ; Vidal et David, 2004 ; Pinou *et al*., 2004 ; Lawson *et al*., 2005). La seule exception à cela est l'étude de Slowinski et Lawson (2002) qui n'a incorporé qu'un *Dipsadinae* (*Hypsiglena torquata*) et deux *Xenodontinae* (*Helicops angulatus* et *Hydrops triangularis*) qu'elle regroupe bien ensemble. La non-représentativité de cet échantillon ne contredit bien sûr pas la paraphylie mutuelle de ces deux sous-familles trouvées par toutes les études sus-mentionnées.

L’ensemble des relations proposées pour la famille des *Colubridae* est présenté en figure 30. Les sous-familles des *Xenodontinae* et des *Dipsadinae* y sont groupées, les relations qui définissent ces « *Xenodontinae sensu lato* » seront précisées dans la partie qui leur est consacrée.

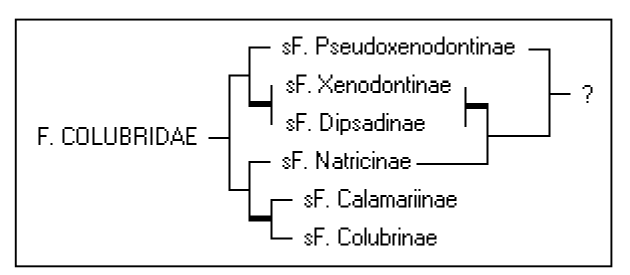


Figure 30. Relations supérieures au sein des *Colubridae*. La famille des *Colubridae* est scindée en deux lignées dominées respectivement par les *Xenodontinae* (*Xenodontinae*, *Dipsadinae*, *Pseudoxenodontinae*) et les *Colubrinae* (*Colubrinae*, *Calamariinae*, *Natricinae*). Cette association est la plus probable, mais je n’exclue pas la possiblité de l’inclusion des *Natricinae* à la première lignée. L’association des *Calamariinae* et des *Colubrinae* d’une part, des *Xenodontinae* et des *Dipsadinae* d’autre part, est en revanche très bien supportée. Cette dernière paire sera redéfinie dans une prochaine partie. Se référer au texte pour les détails de l’établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée. Les abréviations F. et sF. désignent respectivement des familles et sous-familles.

L’ensemble des relations supérieures (infra-ordres, superfamilles, familles et sous-familles) caractérisant la phylogénie des serpents « supérieurs », telle qu’elle a été redéfinie et proposée dans les parties précédentes, est donné dans l’arbre 4 figurant en annexe.

III-2 – Relations inférieures au sein des *Colubroidea*

La classification des groupes vivants, aussi bien animaux que végétaux, est en perpétuel changement, subissant diverses révisions au fur et à mesure des découvertes phylogénétiques. Au niveau supérieur des relations du groupe animal, la systématique semblait fixée, avec les trois groupes d'amniotes bien identifiés que sont les mammifères (*Mammalia*), les reptiles (*Reptilia*) et les oiseaux (*Aves*) par exemple. Les données moléculaires, corroborées « *a posteriori* » par des preuves morphologiques, ont pourtant infirmé ce fait largement admis. De même, la classification des serpents en trois infra-ordres – *Scolecophidia*, « *Henophidia* » et *Caenophidia* – créée au milieu du siècle dernier suite à l'introduction de données paléontologiques, est encore en vigueur actuellement, validée par l'EMBL Reptile Database ([D]). Pourtant, de très nombreuses preuves concordent pour ne considérer comme valides que les deux infra-ordres des *Scolecophidia* et des *Alethinophidia* (partie II-3, résumée dans la figure 21).

Au rang immédiatement inférieur, des quatre familles de *Colubroidea* actuellement reconnues par l'EMBL Reptile Database ([D]), trois ont été modifiées, par suite d'une série de preuves convergentes : deux d'entre elles ont été abaissées au rang de sous-familles, la troisième ayant été morcelée, aboutissant à la création de trois nouvelles familles – Xenodermatidae, *Pareatidae*, *Homalopsidae* – et à la redéfinition majeure des deux principales familles de serpents que sont les *Elapidae* et les *Colubridae* (partie III-1, résumée dans les figures 28-30). Si Lawson *et al.* (2005) ont été les premiers à proposer formellement ces derniers changements de fond, ceux-ci font néanmoins suite à plus de 10 ans d'études moléculaires suggérant toujours la paraphylie des *Colubridae*.

Il est bien évident que plus le taxon considéré est de rang inférieur, plus il sera sujet à des modifications taxonomiques : scission en sous-espèces, synonymie de différentes populations, élévation au rang d'espèces indépendantes, création de genres, reconnaissance de sous-genres ou de tribus, etc. A ces considérations strictement taxonomiques doivent s'ajouter toutes les découvertes d'espèces encore jamais décrites. Ainsi, dans la rubrique « *how many species* » (combien d'espèces) du site de l'EMBL Reptile Database ([D]), la précision est apportée que une ou deux nouvelles espèces de reptiles sont en moyenne décrites chaque semaine.

Le but principal était de mettre à jour les relations supérieures des serpents, ce qui a été l'objet de la partie précédente. La prétention de cette thèse n'est bien sûr pas de faire une liste exhaustive des relations entre toutes les espèces actuellement reconnues, tâche pour le moment impossible étant donnée la très grande disparité d'intérêt porté sur les différents groupes de serpents. Ainsi, les crotales seront de très loin le groupe dont la phylogénie sera la plus détaillée, reflet d'un très grand nombre d'études phylogénétiques portant sur ce groupe d'importance médicale majeure (voir notamment la partie I-1-4). Les autres groupes de serpents supérieurs ne seront bien souvent qu'évoqués ou à peine détaillés, laissant la place à des synthèses ultérieures concernant leur phylogénie.

Cette dernière partie essaiera donc, autant que possible, de décrire les relations inférieures des *Colubroidea*, c'est-à-dire la façon dont les genres de chaque famille ou sous-famille sont reliés entre eux, et, dans les quelques cas où les informations seront suffisantes, d'aller jusqu'au niveau spécifique de la phylogénie.

III-2-1 – Famille des Xenodermatidae

La famille des Xenodermatidae est très peu étudiée. Peu d'analyses phylogénétiques incluent ne serait-ce qu'un spécimen de ce petit ensemble, et aucune étude à ma connaissance n'a pour le moment essayé de résoudre spécifiquement les relations au sein de cette famille, ni même d'en garantir la monophylie.

Telle qu'actuellement définie par l'EMBL Reptile Database ([D]), la famille comprend actuellement 17 espèces réparties dans 6 genres : *Achalinus* en est le genre principal, regroupant 9 espèces ; les genres *Oxyrhabdium*, *Stoliczkaia* et *Xylophis* contiennent chacun deux espèces, et les genres *Fimbrios* (*F. klossi*) et *Xenodermus* (*X. javanicus*) sont monotypiques, ce dernier étant pourtant le genre nominal de la famille.

La morphologie de ce groupe a été revue récemment par Dowling et Pinou (2003). Trois synapomorphies définissent les Xenodermatidae comme une classe valide : narines élargies et projetées à l'avant de la tête ; écaille nasale (souvent décrite comme paire) s'enfonçant dans les écailles supralabiales, réduisant la hauteur de la première supralabiale, parfois presque invisible ; allongement et superposition des zygapophyses pour former des côtes latérales. Par ailleurs, le groupe se définit par cinq apomorphies supplémentaires : écailles dorsales juxtaposées (plutôt qu'imbriquées) sur les cinq rangées médianes (au moins) ; forme de la pupille elliptique et verticale, se démarquant facilement des *Natricinae* avec lesquels ils ont souvent été confondus ; forme de l'os postorbital en L inversé, l'élément dorsal antérieur de l'os s'étendant au-delà de l'orbite, comme dans le genre *Acrochordus* et les *Homalopsidae* (peut-être une preuve supplémentaire de la position basale de ces deux familles) ; présence d'hypapophyses postérieures, différentes des processus recourbés des *Natricinae* ou des éléments fins des *Viperidae* et de certains *Colubridae* (Dowling et Pinou, 2003).

Par ailleurs, comme l'indique le nom de la famille (*xeno*-, étrange ; *dermis*, peau), ce groupe se caractérise également par une organisation très particulière des écailles de la tête. Bien que certains Xenodermatidae aient les 9 écailles du bouclier dorsal typique des *Caenophidia*, ce nombre est souvent réduit par des fusions ou des pertes. De plus, des écailles similaires aux écailles dorsales peuvent venir s'insérer entre les écailles du bouclier (comme chez *Stoliczkia*). Dans des cas extrêmes (et notamment chez *Xenodermus*), seul le bouclier internasal (+/- le préfrontal) persiste. Dans le même temps, on assiste à la disparition par fusion des boucliers loréal, oculaire et/ou temporal (Dowling et Pinou, 2003).

On peut déplorer, pour connaître la monophylie de ce groupe, que la morphologie des hémipénis soit rarement décrite pour ces genres. Les hémipénis d'*Oxyrhabdium modestum* et de *Xenodermus javanicus* ont été examinés en détail par Zaher (1999) : les deux organes présentent des lobes très longs, presque deux fois plus longs que la longueur du corps ; le sillon spermatique est centripète à légèrement centrolinéal, bifurqué à l'extrémité distale du corps de l'hémipénis (juste en dessous de la fourche) et terminé à la pointe de chaque lobe ; les deux lobes et l'extrémité distale sont couverts d'épines de petite à moyenne taille, la moitié proximale de l'organe restant nue (figure 31). Par ailleurs, des voiles ont été rapportés sur les lobes de *Xylophis* et d'*Achalinus* (se référer à Zaher, 1999, pour la bibliographie correspondante). La description rapportée par Dowling et Pinou (2003) sur la morphologie des hémipénis d'*Achalinus* diffère de la précédente par la possession d'un sillon spermatique centrifuge.



Figure 31. Hémipénis des *Xenodermatidae*. Sont présentées les deux faces non-sillonée (gauche) et sillonnée (droite) des hémipénis d'*Oxyrhabdium modestum*. Tiré de Zaher (1999).

Du fait de la non-superposition de leurs écailles dorsales, ces serpents ont besoin d'un environnement humide. La majorité sont semi-fouisseurs ou hantent les forêts tropicales humides. La famille se caractérise également par son habitus nocturne, ce qui en fait un groupe assez peu connu. Actuellement considérée comme un taxon uniquement oriental, elle pourrait en réalité être plus large qu'actuellement considéré, avec plus d'une vingtaine de genres répartis dans l'est de l'Asie, en Afrique et dans le Nouveau Monde (Dowling et Pinou, 2003).

Ainsi, aux 6 genres énoncés précédemment, les 8 caractères définissant la famille permettent d'ajouter 15 genres supplémentaires : un certain nombre est classé par l'EMBL Reptile Database ([D]) comme *insertae sedis* au sein des *Xenodontinae* (*Blythia*, monotypique par *B. reticulata* ; *Elapoidis*, monotypique par *E. fusca* ; *Haplocercus*, monotypique par *H. ceylonensis* ; *Rhabdops*, 2 espèces ; *Trachischium*, 5 espèces) ; les autres sont inclus à la famille des *Homalopsidae*, également comme *insertae sedis* (*Brachyorrhos*, monotypique par *B. albus*), ou aux sous-familles des *Colubrinae* (*Lepturophis*, 2 espèces ; *Stegonotus*, 10 espèces), des *Calamariinae* (*Macrocalamus*, 7 espèces ; *Pseudorabdion*, 12 espèces ; *Rabdion*, monotypique par *R. forsteni*), des *Boodontinae* (*Gonionotophis*, 3 espèces ; *Mehelya*, 9 espèces ; *Pseudaspis*, monotypique par *P. cana*) ou des *Natricinae* (*Aspidura*, 6 espèces) (Dowling et Pinou, 2003 ; [D]).

De plus, par les critères de diagnose sus-mentionnés, les auteurs (Dowling et Pinou, 2003) reconnaissent 5 genres supplémentaires d'Amérique du Sud et d'Amérique Centrale, tous actuellement considérés comme des *Dipsadinae insertae sedis* ([D]) : *Diaphorolepis* (2 espèces), *Emmochliophis* (2 espèces), *Nothopsis* (monotypique, *N. rugosus*), *Synophis* (4 espèces) et *Xenopholis* (2 espèces).

Enfin, trois autres genres de *Dipsadinae* (*Chersodromus*, 2 espèces ; *Ninia*, 9 espèces ; *Tretanorhinus*, 4 espèces) possèdent des hypapophyses postérieures et présentent certains des caractères des écailles caractérisant les Xenodermatidae, localisés dans le sud de l'Amérique Centrale. Toutefois, leur hémipénis court et unicapité ainsi que des données immunologiques en font sans trop de doute possible des *Dipsadinae* (Dowling et Pinou, 2003).

La validité de l'inclusion de ces 23 genres au sein de la famille des Xenodermatidae est difficile à juger sur la seule base de ces critères morphologiques et, à quelques exceptions près, ces genres ne sont jamais inclus aux études moléculaires. Toutefois, il est intéressant de remarquer que ces genres sont souvent classés comme *insertae sedis* dans leur familles ou sous-familles respectives, indicatif d'une instabilité taxonomique. Ce sont souvent des genres monotypiques, reflet d'une difficulté à les associer à d'autres genres.

De plus, ces genres sont en grande majorité inclus à la famille des *Colubridae*, ce qui apporte une cohérence aux changements taxonomiques pratiqués en partie II-1-3. Les seules exception sont représentées par les *Boodontinae* (genres *Gonionotophis*, *Mehelya* et *Pseudaspis*), dont la monophylie a déjà été remise en question dans la partie III-1-4-2, et *Brachyorrhos albus*, classé comme *insertae sedis* par l'EMBL Reptile Database ([D]) au sein de la famille des *Homalopsidae*, que certains avaient incluse avec les Xenodermatidae dans la superfamille des *Acrochordoidea* (voir notamment la discussion concernant la classe 1 de Kelly *et al*., 2003).

Les très variables analyses de Kraus et Brown (1998) font toutes des genres *Achalinus* et *Xenodermus*, seuls représentants intégrés à cette étude des 29 genres évoqués précédemment, des taxons frères. De même, le rassemblement de ces deux genres est supporté à 100% dans toutes les constructions de Kelly *et al*. (2003).

Des genres que la morphologie rapproche de la famille des Xenodermatidae, *Mehelya* est le seul à être intégré régulièrement dans les analyses moléculaires. Dans l'étude de Gravlund (2001), *Mehelya capensis* est incluse dans une des deux classes représentant les *Elapidae*, très faiblement supportée (BS=1) et dont la validité a été discutée dans la partie III-1-3. Cette même espèce a une position variable dans l'étude de Vidal et Hedges (2002), parfois incluse aux autres *Boodontinae* et parfois rapprochée des *Atractaspidinae* (elle est cependant toujours incluse à ce qui correspond maintenant aux *Elapidae*). Cette observation est cohérente avec l'étude de Kelly *et al*. (2003) qui place régulièrement le genre *Aparallactus* entre *Lamprophis* et *Mehelya*. La position de *Mehelya unicolor* est non résolue par l'étude de Slowinski et Lawson (2002), souvent rattachée aux autres *Elapidae* mais régulièrement associée aux « *Xenodontinae sensu lato* » ; le genre n'est toutefois jamais inclus au « groupe basal ». Il est correctement placé aux côtés de *Lamprophis,* au sein des *Elapidae*, dans les études de Vidal et Hedges (2004), de Vidal et David (2004) et de Nagy *et al*. (2005) ; le genre *Mehelya* est toujours rapproché des autres *Boodontinae* de l'étude (sauf les genres *Grayia* et *Macroprotodon* inclus aux *Colubridae* ; *vide infra*) dans la vaste étude de Lawson *et al.* (2005).

En conclusion, le noyau de la famille, organisé autour des genres *Achalinus* et *Xenodermus*, est bien validé par les études moléculaires et par leur morphologie particulière (incluant celle des hémipénis), mais l'inclusion des genres qui leur ressemble ne peut être discutée sur la base de la génétique faute d'études adéquates ; l'inclusion à cette famille du genre *Mehelya* semble toutefois peu probable.

III-2-2 – Famille des *Viperidae*

Il a déjà été souligné qu'une des limites de cette thèse était qu'elle dépendait des publications portant sur la phylogénie des divers groupes de serpents, laquelle est largement influencée par l'importance médicale des groupes en question. Cette partie, par comparaison avec la précédente, est la meilleure illustration de cela.

Ainsi, une seule publication traitait spécifiquement de la famille des Xenodermatidae, et peu d'études moléculaires n'incluaient ne serait-ce qu'un seul membre de groupe de serpents non venimeux (c'est-à-dire, non-équipés de glandes à venin, contrairement aux « *Colubridae* » *sensu* EMBL Reptile Database, [D], improprement considérés comme non venimeux), au mode de vie cryptique et à l'habitus nocturne. La composition exacte de ce groupe n'est pas encore fixée, et sa monophylie encore moins garantie (voir partie précédente III-2-1).

A l'opposé, plus de la moitié de la bibliographie de cette thèse consacrée spécifiquement à la phylogénie et la taxonomie des *Colubroidea* (ou des *Caenophidia*) ne traite que des vipères et des crotales, et 80% de ces articles sont spécifiquement consacrés aux crotales. Ceux-ci en particulier représentent un réel problème de santé publique en Amérique Centrale, en Amérique du Sud et en Asie tropicale, et sont largement présents en Amérique du Nord (où il est toutefois plus aisé de se faire soigner en cas de morsure…).

Ceci a deux conséquences qui concernent ce travail : la première en est qu'aucun autre groupe de serpents ne sera à ce point détaillé, les relations phylogénétiques inter-génériques étant parfaitement résolues, tout comme la majorité de ces relations au rang de l'espèce ; le corollaire de cette précision taxonomique et phylogénétique en est cependant qu'aucune autre famille de serpent n'a connu autant de révisions. Ainsi, la majorité des genres actuellement considérés de Crotales ont été créés ces trente dernières années, un certain nombre d'entre eux n'étant pas encore pris en compte par l'EMBL Reptile Database ([D]).

Il sera tout d'abord question de la sous-famille des *Crotalinae* qui, bien que n'étant pas la sous-famille nominale des *Viperidae*, regroupe la majorité des espèces et est l'objet du plus grand intérêt scientifique.

III-2-2-1 – Sous-famille des *Crotalinae*

La sous-famille des *Crotalinae* rassemble la majorité des *Viperidae*, 22 genres étant reconnus par l'EMBL Reptile Database : *Agkistrodon, Atropoides, Bothriechis, Bothriopsis, Bothrocophias, Bothrops, Calloselasma, Cerrophidion, Crotalus, Deinagkistrodon, Gloydius, Hypnale, Lachesis, Ophryacus, Ovophis, Porthidium, Protobothrops, Sistrurus, Triceratolepidophis, Trimeresurus, Tropidolaemus* et *Zhaoermia* ([D]). Tous ces genres ne sont pas également représentés. Ainsi, les trois genres *Bothrops* (31 espèces), *Crotalus* (29 espèces) et *Trimeresurus* (38 espèces) représentent ensemble 56% des 175 espèces actuellement reconnues à la sous-famille ([D]).

Ineich (1995) reconnaît trois tribus à la sous-famille, chacune identifiée par des critères morphologiques et phylogéographiques. La tribu des ***Crotalini*** est ainsi composée des serpents à sonnette – c'est-à-dire équipés d'un bruiteur caudal – tous américains (principalement en Amérique du Nord), et regroupe les genres *Crotalus* et *Sistrurus.* La tribu des ***Agkistrodontini*** se distingue par ses grandes plaques céphaliques, et regroupe les genres

asiatiques *Agkistrodon, Calloselasma, Deinagkistrodon, Gloydius* et *Hypnale* (parfois collectivement appelés *Agkistrodon sensu lato*, ou complexe *Agkistrodon* ; Ineich, 1995). Enfin, la tribu des ***Lachesini*** regroupe, avec le genre monotypique *Lachesis*, les genres du complexe *Bothrops* (ou du genre *Bothrops sensu lato* : *Bothrops*, *Atropoides, Bothriechis, Bothriopsis, Cerrophidion, Oprhyacus, Porthidium* et *Bothrocophias*, ce dernier n'étant pas reconnu par Ineich, 1995), et ceux du complexe *Trimeresurus* (ou du genre *Trimeresurus sensu lato* : *Trimeresurus, Tropidolaemus*, *Ovophis, Zhaoermia, Protobothrops* et *Triceratolepidophis*, ces deux derniers n'étant pas reconnus par Ineich, 1995). Cette dernière tribu est composée d'espèces américaines (principalement Amériques Centrale et du Sud) et asiatiques.

Initialement, les genres constituant ces complexes n'étaient pas séparés. Ainsi, Le genre *Agkistrodon* (*sensu lato*) a donné naissance aux genres *Calloselasma*, *Deinagkistrodon*, *Gloydius* et *Hypnale* ; le genre *Bothrops* (*sensu lato*) à donné naissance aux genres *Atropoides, Bothriechis, Bothriopsis, Bothrocophias, Cerrophidion, Ophryacus* et *Porthidium* ; et le genre *Trimeresurus* (*sensu lato*) a donné naissance aux genres *Ovophis, Protobothrops, Triceratolepidophis, Tropidolaemus* et *Zhaoermia*.

Ces révisions ont été apportées relativement récemment, et ont été imposées par des preuves récurrentes de la paraphylie de ces trois genres principaux *Agkistrodon*, *Bothrops* et *Trimeresurus*. Il semble donc logique, si ces genres étaient paraphylétiques, que les complexes auxquels ils ont donné naissance soient également paraphylétiques. Il ne sera pas revu ici l'histoire compliquée et mouvementée des divisions de ces trois genres, nous considèrerons comme acquise la division de la sous-famille en ces 22 genres considérés par l'EMBL Reptile Database ([D]).

III-2-2-1-1- Relations supérieures au sein des *Crotalinae* (arbre 5)

Plusieurs relations phylogénétiques sont aujourd'hui unanimement admises, corroborées par un grand nombre de preuves indépendantes. La plus générale d'entre elles est la séparation d'une classe contenant toutes les lignées du Nouveau Monde. C'est notamment cette monophylie des crotales américains qui a conduit à la division des genres *Agkistrodon* (Amérique du Nord) et *Gloydius* (sud-est de l'Asie).

Cette séparation a été confirmée tout récemment par la plus complète étude moléculaire portant sur la phylogénie des crotales qui a jamais été conduite. Castoe et Parkinson (2006) ont en effet intégré à leur étude 157 taxons terminaux, représentant 116 espèces réparties dans 28 des 29 genres reconnus au moment de l'étude (à l'exclusion du genre du Nouveau Monde *Peltopeltor, vide infra*) et dans les différents « outgroups » qui représentent les trois autres sous-familles de *Viperidae* (Castoe et Parkinson, 2006, reconnaissent les *Causinae* comme une sous-famille valide). Cette étude repose sur la comparaison des séquences de quatre gènes mitochondriaux (12S, 16S, *cyt b* et ND4), les arbres étant construits par les méthodes MP et BI. Elle sera la base sur laquelle s'appuiera la phylogénie des crotales de cette thèse, comme l'étude de Lawson *et al*. (2005) l'était pour les relations supérieures des *Caenophidia*.

III-2-2-1-1-1 – Crotales du Nouveau Monde

La distinction de la classe du Nouveau Monde est évidente, supportée dans les deux analyses de l'étude de Castoe et Parkinson (2006) par une « bootstrap value » (ML) et une « posterior probability » (BI) toutes deux de 100%. Cette classe comprend les familles suivantes : *Agkistrodon, Atropoides, Bothriechis, Bothriopsis, Bothrocophias, Bothrops, Cerrophidion, Crotalus, Lachesis, Ophryacus, Porthidium* et *Sistrurus*.

Une analyse rétrospective montre que toutes les études antérieures incorporant des représentants américains et asiatiques avaient reconnu cette division : sur les cinq constructions présentées par l'étude de Kraus *et al*. (1996), deux sont très peu résolues, l'une donne des résultats aberrants, en incluant notamment l'« outgroup » *Causus* au sein des crotales, et les deux autres reconnaissent très bien la division des crotales du Nouveau Monde (les espèces « *Agkistrodon* » *blomhoffi* et « *A.* » *intermedius* sont à remplacer dans cette étude par *Gloydius blomhoffi* et *G. intermedius*) ; même si les supports ne sont que moyens (entre 50 et 74%), les quatre analyses de Parkinson (1999) supportent la monophylie de ces serpents du Nouveau Monde ; dans une étude regroupant 36 espèces différentes réparties dans 20 genres (à l'exclusion des deux genres monotypiques *Zhaoermia* et *Triceratolepidophis*), Parkinson *et al.* (2002) supportent cette monophylie avec en général de très bon supports (supports ML ≥ 92% ; supports MP de 67 et 74%) ; dans une vaste étude destinée à explorer les relations entre les crotales asiatiques (Malhotra et Thorpe, 2004a), les 6 membres du Nouveau Monde inclus (représentants les genres *Sistrurus, Agkistrodon, Bothriechis, Lachesis, Porthidium* et *Bothrops* ; les « outgroups » de cette étude sont représentés par *Azemiops feae* et par la vipère *Daboia siamensis*) forment ensemble une classe supportée à 100%, à l'exclusion de tout crotale asiatique.

Ceci concerne également les études incorporant un faible nombre de crotales dans une étude plus globale de la phylogénie des serpents : Heise *et al*. (1995) et Gravlund (2001) séparent ainsi *Trimeresurus* (asiatique) de *Crotalus* et *Agkistrodon* (américains) ; Kelly *et al*. (2003) lient *Calloselasma* à *Trimeresurus* comme frères de ces deux genres nord-américains ; sur un échantillon plus large (19 espèces dans 18 genres), Pinou *et al*. (2004) supporte parfaitement cette distinction.

La seule exception rencontrée à cela est l'étude de Highton *et al*. (2002), déjà présentée plusieurs fois comme « la seule exception » : *Agkistrodon* y est basal de la sous-famille, les lignées bothropoïdes sont groupées avec une espèce de *Crotalus* comme classe sœur de *Trimeresurus*, les autres membres du genre *Crotalus* et le genre *Sistrurus* formant ensemble la troisième classe de serpents du Nouveau Monde de cette étude. Notons, pour être tout à fait complet, que le genre monotypique *Calloselasma rhodostoma* est placé au milieu des vipères…

III-2-2-1-1-1-1 – Genres *Crotalus, Sistrurus, Agkistrodon*

Dans cette classe des crotales américains, la tribu des *Crotalini* est toujours monophylétique (à l'exception, une fois encore de Highton *et al*., 2002, comme il a été dit plus haut). Cette tribu est parfaitement supportée dans l'étude de Castoe et Parkinson (2006) par une bootstrap value (ML) et une posterior probability (BI) encore égales à 100%. Kraus *et al*. (1996) identifient bien cette classe dans quatre de leurs constructions (l'arbre NJ donnant des résultats aberrants, il ne sera plus considéré par la suite ; se reporter à Kraus *et al*., 1996, pour plus de détails) ; c'est également le cas dans l'étude de Parkinson (1999) avec des

supports importants (55%, 88%, 96% et 98%) ; l'étude de Parkinson *et al.* (2002) très représentative, supporte cette association à 100% dans ses quatre analyses. Ces serpents sont principalement nord-américains, caractérisés par leur bruiteur caudal, et affectionnent préférentiellement des endroits chauds et secs.

Le genre *Agkistrodon* leur est généralement associé, formant ainsi une classe de crotales du Nouveau Monde affectionnant les climats tempérés. Cette relation est faiblement supportée (pp=52%) dans l'arbre BI de l'étude de Castoe et Parkinson (2006), mais contredite par l'arbre MP, qui associe le genre *Agkistrodon* à la paire *Lachesis/Ophryacus* comme classe basale des crotales du Nouveau Monde non-*Crotalini* (bs<50%). Cette association est très cohérente avec Parkinson *et al.* (2002), où trois constructions supportent cette classe « tempérée », la quatrième plaçant les *Crotalini* en position basale suivie d'une trichotomie composée du genre *Agkistrodon*, de la paire *Lachesis/Ophryacus* et des autres crotales américains. Dans l'étude de Kraus *et al*. (1996), la classe « tempérée » est formée dans deux analyses (incluant un arbre peu résolu), non résolue dans une troisième et scindée en deux dans la quatrième, le genre *Agkistrodon* et les *Crotalini* étant successivement frères de la classe formée par les genres *Bothrops*, *Bothriopsis* et par le complexe *Porthidium* (*vide infra*). La seule analyse de Parkinson *et al*. (1997) qui résout les relations entre les différents groupes associe le genre aux *Crotalini*. Le genre *Agkistrodon* est toujours frère de la tribu des *Crotalini* dans les quatre constructions de l'étude de Parkinson (1999), cette association n'étant toutefois jamais supportée à plus de 50%.

Werman *et al*. (1999) ne supportent pas cette association, mais cette étude allozymique – les allozymes ayant montré leurs limites ; cf. Highton *et al.* (2002) – n'a inclus qu'un seul représentant des genres *Trimeresurus, Agkistrodon, Crotalus, Bothrops, Cerrophidion, Lachesis, Bothriechis* et *Porthidium* (notons que les genre *Agkistrodon* et *Crotalus* sont toujours en position basale des autres serpents du Nouveau Monde). Enfin, si l'étude de Malhotra et Thorpe (2004a) n'a inclus que six représentants du Nouveau Monde dans son « ingroup », elle associe toujours le genre *Agkistrodon* avec le genre *Crotalus* (pp BI=81% ; bs MP=56%).

On peut donc considérer comme assez forte l'association des genres *Sistrurus*, *Crotalus* et *Agkistrodon*. Ceux-ci sont presque toujours placé en position basale de l'arbre des crotales américains. La question de la relation entre les *Crotalini* et le genre *Agkistrodon* n'est pas complètement tranchée, mais un nombre non négligeable d'études supportent la création d'une classe regroupant les crotales des régions tempérées. Ces relations sont résumées dans la figure 32.

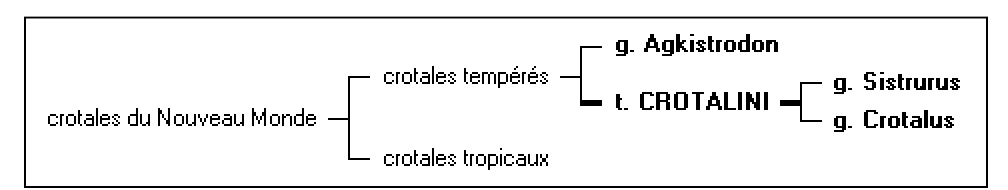


Figure 32. Relations basales au sein des crotales américains. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée. Les abréviations t. et g. désignent respectivement les tribus et les genres.

Le genre *Agkistrodon* se compose actuellement des espèces *bilineatus, contortrix, piscivorus* et *taylori*. Un certain nombre de sous-espèces leur est généralement rattaché (voir notamment Parkinson *et al*., 2000, et Knight *et al.,* 1992), mais des données mixtes moléculaires et morphologiques (ainsi qu'un examen de la géographie de ces populations) manque pour pourvoir juger de leur validité. Toutes les études supportent fortement la position basale au sein du genre d'*Agkistrodon contortrix* (Knight *et al*., 1992 ; Parkinson *et al.,* 1997, 2000, 2002 ; Parkinson, 1999 ; Castoe et Parkinson, 2006), et les études incorporant les quatre espèces placent *A. piscivorus* comme basale de la paire restante (Knight *et al*., 1992 ; Parkinson *et al*., 2000, 2002 ; Castoe et Parkinson, 2006).

L'élévation récente de la sous-espèce *A. b. taylori* au rang d'espèce (Parkinson *et al*., 2000) est supportée par une distinction génétique des autres lignées et par certains critères précis de coloration (notamment l'extension de la ligne claire de chaque côté de la tête), la différenciant de toutes les autres sous-espèces, dont elle est d'ailleurs allopatrique. Toutes ces sous-espèces (*A. b. bilineatus, A. b. howardgloydi, A. b. russeolus*) sont au contraire très similaires morphologiquement et, étant toutes sympatriques au Guatemala, des individus intermédiaires entre ces trois sous-espèces ont été identifiés, preuve d'interfécondité ; les auteurs considèrent donc de toutes les « synonymer » avec *A. bilineatus* (Parkinson *et al*., 2000).

III-2-2-1-1-1-2 – Complexes *Bothrops* et *Porthidium*

Initialement, tous les crotales du Nouveau Monde dépourvus de sonnette et avec un bouclier céphalique divisé, à l'exception de *Lachesis muta*, ont été placés au sein du genre *Bothrops*, ce qui regroupait plus de 60 espèces. Deux lignées principales lui sont actuellement reconnues, consistant des complexes *Bothrops* (genres *Bothrops, Bothrocophias* et *Bothriopsis*) et *Porthidium* (genres *Porthidium, Atropoides* et *Cerrophidion*). Le premier est constitué des lignées bothropoïdes primitivement sud-américaines, le second correspondant aux lignées primitivement d'Amérique Centrale. Ces deux classes sont chacune parfaitement supportées dans l'étude de Castoe et Parkinson (2006), avec des supports de 100% (bs MP) et 100% (pp BI) pour la première, de 95% et 100% (respectivement) pour la seconde ; la classe qu'ils forment ensemble l'est tout autant (100% et 100% respectivement). Dans la suite de ce travail, nous appellerons cette classe la lignée bothropoïde *sensu stricto*.

Le complexe *Porthidium* est toujours identifié dans l'étude de Kraus *et al*. (1996), et les deux représentants du genre *Bothrops* forment une classe avec *Bothriopsis bilineata*, « *Porthidium* » *hyoprora* (à changer en *Bothrocophias hyoprora*) étant soit basal de ces trois taxons, soit dans une relation non résolue avec eux, ou enfin seul taxon frère du complexe *Porthidium*, le reste du complexe *Bothrops* leur étant rapproché. Parkinson (1999) identifie toujours bien les deux complexes et, quand les relations sont résolues, *Bothriechis schlegelii* vient s'interposer entre eux selon la relation (complexe *Porthidium* (*B. schlegelii*, complexe *Bothrops*)) ; cette relation n'est jamais supportée à plus de 50%. De même, la monophylie des deux complexes est fortement supportée par Wüster *et al*. (2002a), mais cette fois, c'est *Crotalus durissus* (seul représentant sud-américain de la classe tempérée) qui vient s'interposer entre les deux complexes comme frère du complexe *Porthidium* ; là encore, cette relation n'est pas supportée par les indices statistiques. En revanche, l'étude de Parkinson *et al.* (2002), beaucoup plus représentative, en plus de supporter fortement la monophylie de ces deux complexes (≥99%), supporte la monophylie de la lignée bothropoïde *sensu stricto* (supports MP <50% ; supports ML entre 57 et 93%). Tout réduit que soit l'« ingroup »

américain de l'étude de Malhotra et Thorpe (2004a), elle rapproche tout de même les genres *Bothrops* et *Porthidium*.

En résumer, la lignée bothropoïde *sensu stricto* est relativement bien identifiée, n'étant remise en cause que dans des études incorporant peu de taxons terminaux. La monophylie des deux complexes qui la composent apparaît en revanche certaine au vu de ces études. Ces relations sont résumées dans la figure 33. Les relations au sein de ces deux complexes seront vues dans la partie qui leur est, respectivement, consacrée.

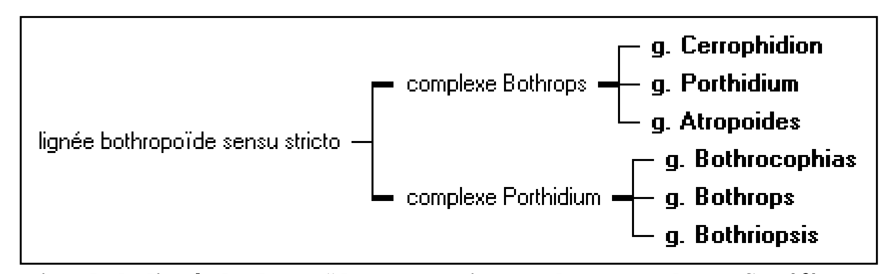


Figure 33. Séparation de la lignée bothropoïde *sensu stricto* en deux complexes. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée. L'abréviation g. désigne les genres.

III-2-2-1-1-1-3 – Genres *Lachesis, Ophryacus, Bothriechis*

Après avoir répartis les genres *Sistrurus, Crotalus* et *Agkistrodon* dans la « classe tempérée », les genres *Bothrops, Bothrocophias* et *Bothriopsis* dans le complexe *Bothrops*, et les genres *Porthidium, Cerrophidion* et *Atropoides* dans le complexe *Porthidium*, ne reste plus qu'un dernier trio de genres à voir. Toutefois, les relations qui les unissent, entre eux d'une part, aux autres classes d'autre part, sont beaucoup plus variables.

Castoe et Parkinson (2006) associent toujours les genres *Lachesis* et *Ophryacus* dans une classe faiblement supportée. Celle-ci est soit sœur du genre *Agkistrodon* à la base des autres crotales tropicaux, le genre *Bothriechis* étant alors frère de la lignée bothropoïde *sensu stricto* (formant ainsi une lignée bothropoïde *sensu lato* monophylétique), soit située dans une trichotomie avec le genre *Bothriechis* et la « classe tempérée ». Toutes ces associations sont toutefois faiblement supportées.

Les relations des genres *Lachesis* et *Bothriechis* (*Ophryacus* non inclus) sont mal résolues par l'étude de Kraus *et al.* (1996) ; quand elles le sont, *Lachesis* est sœur du complexe *Bothrops* ou de tous les serpents du Nouveau Monde, et *Bothriechis* occupe la deuxième place basale, après le complexe *Porthidium* ou après *Lachesis*. Parkinson (1999), contrairement à Castoe et Parkinson (2006), considère que *Bothriechis* et *Lachesis* sont frères ; quand les relations sont résolues, cette étude place toujours *Ophryacus* et la paire *Lachesis/Bothriechis* comme taxons basaux successifs des crotales tropicaux. Notons que dans cette étude (Parkinson, 1999), *Bothriechis schlegelii* est toujours rapproché du complexe *Porthidium*, à l'exclusion de *B. lateralis* et de *B. nigroviridis*. Les relations entre ces trois genres ne sont pas résolues par Parkinson *et al.* (2002) : *Lachesis* est rapproché d'*Ophryacus* dans trois constructions (dont une avec un support de 79%), de *Bothriechis* (incluant *B. schlegelii*) dans la quatrième (<50%) ; ces trois taxons occupent une position intermédiaire entre les crotales tempérés basaux et la lignée bothropoïde *sensu stricto* terminale, mais d'une façon non résolue (soit *Ophryacus* est seul à occuper la place basale des serpents tropicaux, soit c'est la paire *Ophryacus/Lachesis* qui occupe cette place, ou encore ces trois genres forment ensemble une classe sœur des complexes *Porthidium* et *Bothrops*). Notons que dans

deux constructions, la lignée bothropoïde (*sensu lato*) est monophylétique, dont une fois avec un support de 78% (Parkinson *et al.,* 2002). L'association de *Lachesis/Ophryacus* à *Agkistrodon*, identifiée dans l'analyse MP de Castoe et Parkinson (2006) n'a été retrouvée par aucune autre étude.

En résumer, les relations entre ces trois genres et avec les autres groupes ne sont pas résolues. Les deux grandes solutions consistent à unir la lignée bothropoïde pour lui adjoindre la paire *Ophryacus/Lachesis* comme taxon basal, ou d'unir *Lachesis* à *Bothriechis* comme c'est souvent le cas, plaçant alors *Ophryacus* en taxon basal ; le genre *Ophryacus* n'est jamais rapproché des lignées bothropoïdes. Les deux propositions sont résumées en figure 34, aucune des deux n'ayant ma préférence.

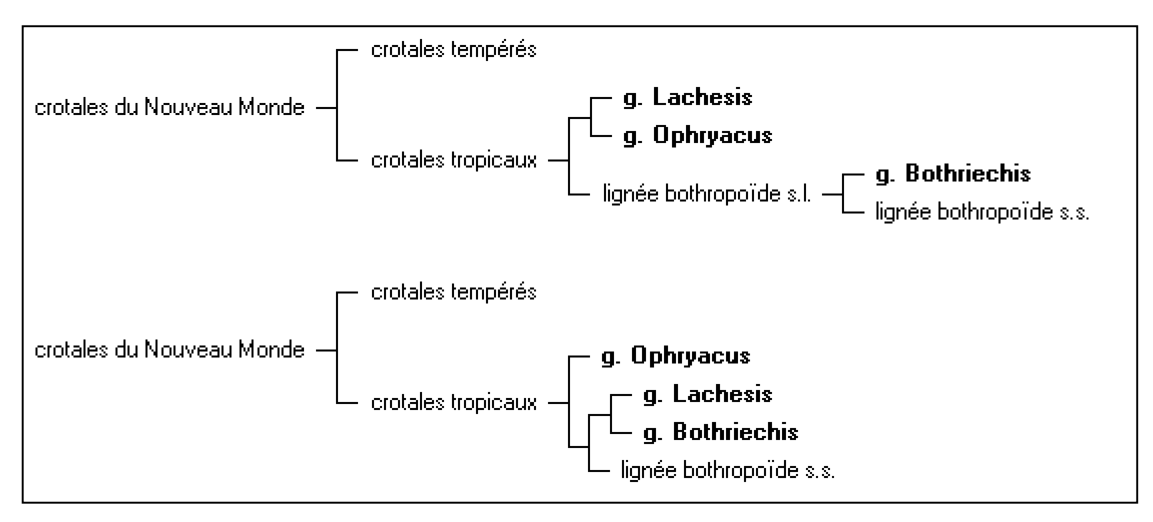


Figure 34. Placements possibles des genres *Lachesis*, *Ophryacus* et *Bothriechis* au sein des crotales du Nouveau Monde. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée. L'abréviation g. désigne les genres, les abréviations s.s. et s.l. correspondent aux lignées bothropoïdes *sensu stricto* et *sensu lato*, respectivement.

Le genre *Lachesis* a longtemps été considéré comme monotypique (*Lachesis muta*), composé des quatre sous-espèces *L. m. muta* (sous-espèce nominale), *L. m. melanocephala*, *L. m. rhombeata* et *L. m. stenophrys*. Il y a à peine une dizaine d'années, une étude (Zamudio et Greene, 1997) a montré que les populations d'Amérique Centrale (*stenophrys* et *melanocephala*) étaient facilement séparables, morphologiquement et génétiquement des populations d'Amérique du sud (*muta* et *rhombeata*). Fernandes *et al*. (2004) précisent que la classe sud-américaine est unie par des écailles inter-nasales distinctes des écailles adjacentes, et les taches dorsales ne forment pas des bandes verticales sur les ôtés du corps ; la classe d'Amérique Centrale est unie, justement, par la verticalité de ces bandes.

Les deux populations centraméricaines sont ensuite bien différenciables l'une de l'autre morphologiquement, ce que supportent les études moléculaires (Zamudio et Greene, 1997). En revanche, les sous-espèces *muta* et *rhombeata* sont très peu différenciables morphologiquement (coloration de la tête), et les divergences génétiques entre elles sont très faibles. Il a donc été proposé (Zamudio et Greene, 1997) d'élever les deux sous-espèces centraméricaines au rang d'espèce, lesquelles sont aujourd'hui unanimement reconnues. La monophylie de ce genre n'en reste pas moins certaine, le genre se distinguant des autres crotales américains par son oviparité. De plus, il est caractérisé par des écailles dorsales verruqueuses, des écailles pariétales tuberculées, des hémipénis fortement épineux, et des écailles subcaudales distales divisées deux fois (Fernandes *et al*., 2004).

Dans une revue récente du genre (Fernandes *et al*., 2004), la validité de ces trois espèces est confirmée. En revanche, *Lachesis muta muta* est paraphylétique, puisque les spécimens de Mato Grosso sont plus liés à *L. m. rhombeata* qu'à *L. m. muta*. Inclure ces populations au sein de *L. m. rhombeata* ne résoudrait pas le problème, puisque le groupe amazonien, dans son ensemble, n'est pas monophylétique dans cette analyse. La solution pourrait être de restreindre la sous-espèce *muta* aux populations du nord de l'Amazone, et d'étendre *rhombeata* aux trois autres populations. Mais aucun caractère ne distingue sans ambiguïté ces populations du nord de toutes les autres, et l'analyse statistique a montré que ces populations du nord étaient très proches de celles du sud et de spécimens de Mato Grosso. Tout ceci concorde donc à considérer l'espèce *Lachesis muta* comme monotypique, sans distinction de différentes sous-espèces (Fernandes *et al*., 2004).

III-2-2-1-1-2 – Crotales de l'Ancien Monde

Il n'a pour le moment été question que des crotales du Nouveau Monde, qui apparaissent comme un lignée monophylétique. Mais rien n'a encore été dit des serpents asiatiques, région du monde où ils sont également prospères. En particulier, il n'a jamais été question de la monophylie de ces serpents de l'Ancien Monde.

En réalité, les serpents qui ont été vus précédemment sont originaire d'une unique radiation de serpents asiatiques, exactement comme les oiseaux sont originaires de lignées successives de dinosaures (voir la figure 4). Et, comme eux, la spéciation et la diversification des serpents du Nouveau Monde s'accompagne automatiquement d'une polyphylie des serpents de l'Ancien Monde. En effet, « on » a décidé de considérer les oiseaux comme des dinosaures pour éviter de considérer les différentes lignées de dinosaures (*sensu stricto*) comme paraphylétiques ; il est difficile ici de considérer que les serpents du Nouveau Monde sont des serpents de l'Ancien Monde…

Toute la question est donc de savoir dans quel ordre les groupes se succèdent, et quel genre ou quel groupe de genre est le plus proche parents des serpents de l'Ancien Monde.

III-2-2-1-1-2-1 – Genres *Hypnale, Calloselasma*

Castoe et Parkinson (2006) supportent fortement l'association (bs MP=98% ; pp BI=100%) du genre monotypique *Calloselasma* (*C. rhodostoma*) et du genre *Hypnale* (3 espèces *H. hypnale, H. nepa, H. walli*, les deux dernières n'étant incluses à aucune étude), formant ensemble la base de l'arbre des crotales. Toutes les études incluant ces deux genres les placent comme frères l'un de l'autre : Kraus *et al*. (1996), Parkinson (1999), Parkinson *et al*. (2002, 1997), Malhotra et Thorpe (2004a). Cette association est supportée par diverses homologies dans l'organisation des écailles (en particulier, écailles dorsales lisses pour le genre *Calloselasma*, quille faiblement prononcée pour le genre *Hypnale*), dans la morphologie des hémipénis (profondément bilobé et couvert presque entièrement d'épines allongées à la base des lobes, les deux-tiers distaux étant couverts de voiles densément arrangés), dans leur coloration et dans la musculature de la mâchoire (muscle ptérygoïde de la glande distinct) (Parkinson *et al*., 1997).

La position de cette paire est toutefois plus variable, même si elle est en général basale, comme c'est le cas dans l'étude de Vidal *et al*. (1999). L'étude de Parkinson *et al*. (2002) regroupe ces deux genres avec *Deinagkistrodon* et *Tropidolaemus* en position basale

dans trois des quatre analyses, la quatrième les alliant avec *Trimeresurus* dans une position un peu plus dérivée. Ce résultat est retrouvé exactement dans les mêmes termes par Malhotra et Thorpe (2004a), qui rajoutent à la paire *Tropidolaemus/Deinagkistrodon* l'espèce *Ovophis chaseni* (non incluse aux études précédentes). Dans les arbres de l'étude de Kraus *et al.* (1996) où cette position est résolue, ces relations sont retrouvées : elle est soit incluse dans le premier groupe à diverger (avec *Deinagkistrodon, Tropidolaemus* et *Trimeresurus*), soit dans le second (avec « *Agkistrodon* » *blomhoffi = Gloydius blomhoffi* et « *A.* » *intermedius = G. intermedius*, *Ovophis okinavensis* et *Trimeresurus* ; le premier groupe à diverger est alors la paire *Deinagkistrodon/Tropidolaemus*). Le groupe qu'elle forme avec *Deinagkistrodon*, *Tropidolaemus* et *Trimeresurus* est également retrouvé par Parkinson (1999) où, avec *Ovophis okinavensis*, elle forme le taxon frère des serpents du Nouveau Monde.

III-2-2-1-1-2-2 – Genres *Deinagkistrodon, Tropidolaemus*

La paire que forment le genre monotypique *Deinagkistrodon* avec le genre ditypique *Tropidolaemus* est également largement supportée par une majorité des études : Kraus *et al.* (1996), Vidal *et al.* (1999), Parkinson (1999) et Parkinson *et al.* (2002). Pinou *et al.* (2004) trouvent au contraire que *Deinagkistrodon* se rapproche d'*Hypnale*, étant ensemble frères de *Tropidolaemus* (le genre *Calloselasma* n'a pas été inclus à cette étude).

Par ailleurs, dans les études de Malhotra et Thorpe (2004a) et de Castoe et Parkinson (2006), cette paire est accompagnée d'*« Ovophis » chaseni*. Ce genre avait initialement été créé pour rassembler quatre espèces (*O. chaseni, O. monticola, O. okinavensis* et *O. tonkinensis*) caractérisées notamment par une ponte au sol, un corps épais, une tête compacte et des écailles lisses et brillantes (Malhotra et Thorpe, 2004a). Ce genre ne représente en réalité aucune réalité évolutive (*vide infra*). En ce qui concerne l'espèce *« Ovophis » chaseni*, elle est clairement détachée de toutes les autres du genre ; les auteurs (Malhotra et Thorpe, 2004a) proposent le nouveau nom de genre ***Garthius*** pour cette espèce, devenant ainsi *Garthius chaseni*, seul représentant de ce genre. Ce changement taxonomique a été accepté et confirmé par Castoe et Parkinson (2006).

La position et les relations de ces deux (ou trois) genres a en grande partie été discutée dans la partie précédente, puisque les quatre (ou cinq) genres forment ensemble une classe (Parkinson *et al.*, 2002 ; Malhotra et Thorpe, 2004a), ou forment une classe avec *Trimeresurus* (Kraus *et al.*, 1996 ; Parkinson, 1999). Dans l'étude de Castoe et Parkinson (2006), les deux paires forment successivement, et dans cet ordre, les taxons basaux des crotales (relations non résolues dans l'arbre BI, mais la monophylie de tous les crotales à l'exclusion de ces cinq genres est supportée à 100%). Dans une des constructions de Kraus *et al.* (1996) et une de Parkinson *et al.* (2002), la paire est sœur de tous les autres crotales. Vidal *et al.* (1999) montrent en revanche qu'elle se place en position dérivée, après *Calloselasma*, *Trimeresurus* et *Protobothrops* (dans cet ordre ; toutefois, cette étude n'a inclus qu'un petit « ingroup »).

III-2-2-1-1-2-3 – Complexe *Trimeresurus*

Dans l'étude de Castoe et Parkinson (2006), après la paire *Hypnale/Calloselasma* et le trio *Tropidolaemus/Garthius/Deinagkistrodon*, le groupe suivant à se détacher correspond à ce que l'on appellera le complexe *Trimeresurus*. Celui-ci a été décomposé en six genres par Malhotra et Thorpe (2004a). Ces genres, qui ne modifient pas la monophylie du genre *Trimeresurus* tel qu'il est actuellement défini ([D]), seront vus dans la partie spécifiquement

consacrée à la phylogénie de ce complexe. Ce genre semble fortement lié aux deux paires précédentes. Quand ce n'est pas le cas, il occupe une position dérivée par rapport à elles (Parkinson *et al*., 2002 ; Malhotra et Thorpe, 2004a ; Castoe et Parkinson, 2006).

III-2-2-1-1-2-4 – Complexe *Protobothrops*

Castoe et Parkinson (2006) identifient une classe bien supportée, que nous appellerons le complexe *Protobothrops*. Celui-ci se compose de l'espèce *Ovophis monticola* (espèce type du genre), des deux genres monotypiques *Triceratolepidophis* (*T. sieversorum*) et *Zhaoermia* (*Z. mangshanensis*), et du genre *Protobothrops*, successivement frères dans cet ordre. Ce groupe est identique à celui identifié par Malhotra et Thorpe (2004a), qui ont utilisé les mêmes gènes dans leur étude (12S, 16S, *cyt b*, ND4). Ce groupe se place comme frère du groupe *Gloydius* et des serpents du Nouveau Monde, ou placé en trichotomie avec eux.

Quand sa position est résolue dans l'étude de Kraus *et al*. (1996), le genre *Protobothrops* est soit frère des serpents américains, soit dépassé à cette place par *Ovophis okinavensis*. Dans l'étude de Vidal *et al*. (1999), il occupe une position intermédiaire au sein des serpents asiatiques, coincé entre les genres *Calloselasma* et *Trimeresurus* (successivement basaux) et la paire *Tropidolaemus*/*Deinagkistrodon* avec le genre *Gloydius*, ce dernier étant terminal. Il occupe au contraire une position basale d'après Parkinson (1999) où, dans deux des trois arbres résolus, le genre est frère de tous les autres serpents ; dans le troisième, il est basal de la classe formée par les genres *Trimeresurus* et les deux paires classiquement reconnues, la classe ainsi formée étant coincée entre le genre *Gloydius* et *Ovophis okinavensis*. Cette position basale est retrouvée par Parkinson *et al*. (2002), qui le place dans trois analyses comme deuxième taxon à diverger (après la paire *Deinagkistrodon/Tropidolaemus* ou après la classe que cette paire forme avec *Hypnale* et *Calloselasma*) ; dans la quatrième analyse, il forme avec *Ovophis monticola* une classe sœur de *Gloydius* en position terminale des serpents asiatique.

Peu d'études moléculaires incluent un grand nombre d'espèces de *Protobothrops*. Les trois études de Malhotra et Thorpe (2004a), de Castoe et Parkinson (2006) et de Herrmann *et al*. (2004) résolvent toutefois parfaitement la relation ((*cornutus, jerdonii*) ((*flavoviridis, tokarensis*) (*mucrosquamatus, elegans*))), cette dernière étude ayant été menée spécifiquement pour tester l'inclusion de *« Trimeresurus » cornutus* au genre *Protobothrops*. Cette inclusion pourrait d'ailleurs sembler surprenante en raison de sa taille nettement plus petite – le genre *Protobothrops* compte parmi les plus gros crotales du complexe, dépassant en général le mètre – et par sa queue préhensile suggérant une adaptation au caractère arboricole, écologie que ne partage pas le reste du genre *Protobothrops* (Herrmann *et al*., 2004). L'espèce est toutefois rapprochée du genre (à l'exclusion de *Triceratolepidophis sieversorum* notamment, l'autre espèce « cornue ») par une tête allongée, les écailles dorsales portant une unique quille non divisée, et par des écailles céphaliques lisses ; la morphologie des hémipénis de *P. cornutus* ressemble très nettement à celle de *P. mucrosquamatus*, de *P. xiangchengensis* et de *P. elegans* (Herrmann *et al*., 2004).

Cette phylogénie est cohérente avec le regroupement des deux paires *flavoviridis/tokarensis* et *mucrosquamatus/elegans* trouvé par Parkinson *et al.* (2002) et avec la position basale de *P. elegans* par rapport à la paire *flavoviridis/tokarensis* trouvée par Parkinson (1999). Nous considèrerons donc cette phylogénie comme la plus probable, en précisant que les espèces *P. kaulbacki* et *P. xiangchengensis* n'ont jamais été incluses à

aucune étude (cette dernière espèce se rapprocherait plus de *P. mucrosquamatus*, avec laquelle elle est parfois « synonymée » ; Malhotra et Thorpe, 2004a).

III-2-2-1-1-2-5 – Complexe *Gloydius*

Dans l'étude de Castoe et Parkinson (2006), le genre *Gloydius* est le dernier à diverger. Il accepte comme taxon frère deux espèces rendant chacune leur genre d'origine polyphylétique : « *Trimeresurus* » *gracilis* et « *Ovophis* » *okinavensis*. La question du genre *Ovophis* avait déjà été discutée lors de la création du genre *Garthius* (Malhotra et Thorpe, 2004a), lié à *Deinagkistrodon* et *Tropidolaemus* (cf. partie III-2-2-1-1-2-2). « *Ovophis* » *okinavensis* est également distante d'*Ovophis monticola*, l'espèce type du genre.

Si leur position est variable, Parkinson *et al*. (2002) montrent que ces deux espèces ne sont jamais rapprochées. « *O.* » *okinavensis* est généralement rapprochée du complexe *Trimeresurus* (soit comme son taxon frère, soit comme son taxon immédiatement basal), *O. monticola* étant sœur de *Protobothrops* ou de *Gloydius* en position terminale. Etonnamment, une des constructions (Parkinson *et al*., 2002) inverse ces positions.

Malhotra et Thorpe (2000) associent « *Trimeresurus* » *gracilis* et « *Ovophis* » *okinavensis*, à l'exclusion d'*Ovophis monticola* ; le genre *Gloydius*, auquel se rattachaient ces deux espèces, n'a pas été inclus dans cette étude. Quand ses relations sont résolues, *O. monticola* est sœur de *Protobothrops*, les complexes *Protobothrops* et *Gloydius* formant toujours ensemble une classe. Cette relation a été également confirmée récemment par les mêmes auteurs (Malhotra et Thorpe, 2004a). Giannasi *et al*. (2001a) rapprochent également « *T.* » *gracilis* et « *O.* » *okinavensis*, parfois placés en trichotomie avec le genre *Protobothrops*. Malheureusement, ni *O. monticola*, ni le genre *Gloydius* n'ont été inclus dans cette étude. Enfin, le rapprochement de ces deux espèces est confirmé par Tu *et al*. (2000).

Il est étonnant de constater que plusieurs études constatent la position de « *T.* » *gracilis* et d'« *O.* » *okinavensis* à l'écart de leurs genres respectifs et rapprochés du genre *Gloydius*, sans que soit formellement proposée l'inclusion de ces deux espèces dans un nouveau genre ditypique, dans deux nouveaux genres monotypiques ou encore dans le genre *Gloydius*. Des études supplémentaires, incluant notamment l'espèce *Ovophis tonkinensis*, jamais intégrée dans les études seront sûrement nécessaires avant que cette question ne soit tranchée.

Une certain nombre d'études ont inclus quatre représentants du genre *Gloydius*, ce qui permet de reconnaître de manière assez fiable les trois paires *halys/shedaoensis* (Parkinson, 1999 ; Parkinson *et al*., 2002 ; Malhotra et Thorpe, 2004a ; Castoe et Parkinson, 2006), *strauchi/ussuriensis* (Parkinson *et al*., 1997 ; Parkinson, 1999 ; Parkinson *et al*., 2002 ; Castoe et Parkinson, 2006) et *blomhoffi/brevicaudus* (Malhotra et Thorpe, 2004a). Aucune étude n'ayant inclus cinq de ces membres, les relations entre ces trois paires ne peuvent pas être résolues. Par ailleurs, *Gloydius intermedius (« Agkistrodon » intermedius* dans ces études) est rapproché de *G. halys* (Knight *et al*., 1992) et de *G. shedaoensis* (Parkinson *et al*., 1997), ce qui est cohérent avec la reconnaissance de la paire *halys/shedaoensis*. Précisons pour finir que les espèces *himalayanus, monticola, saxatilis* et *tsushimaensis* n'ont jamais été considérées.

En conclusion, plusieurs associations apparaissent : la paire formée des genres *Calloselasma* et *Hypnale* et la classe formée par les genres *Deinagkistrodon* et *Tropidolaemus* (+ *Garthius chaseni*) sont toujours retrouvées, occupant en général une position basale (surtout pour la première), et souvent rapprochées de *Trimeresurus* ; le genre *Gloydius*, accompagné des deux espèces *« Trimeresurus » gracilis* et *« Ovophis » okinavensis*, occupe une position terminale et est considéré comme plus proche parent des serpents du Nouveau Monde ; la position du genre *Protobothrops* est plus variable. Les relations proposées dans la figure 35 sont les plus probables, mais beaucoup d'entre elles auraient pu être considérées comme non-résolues.

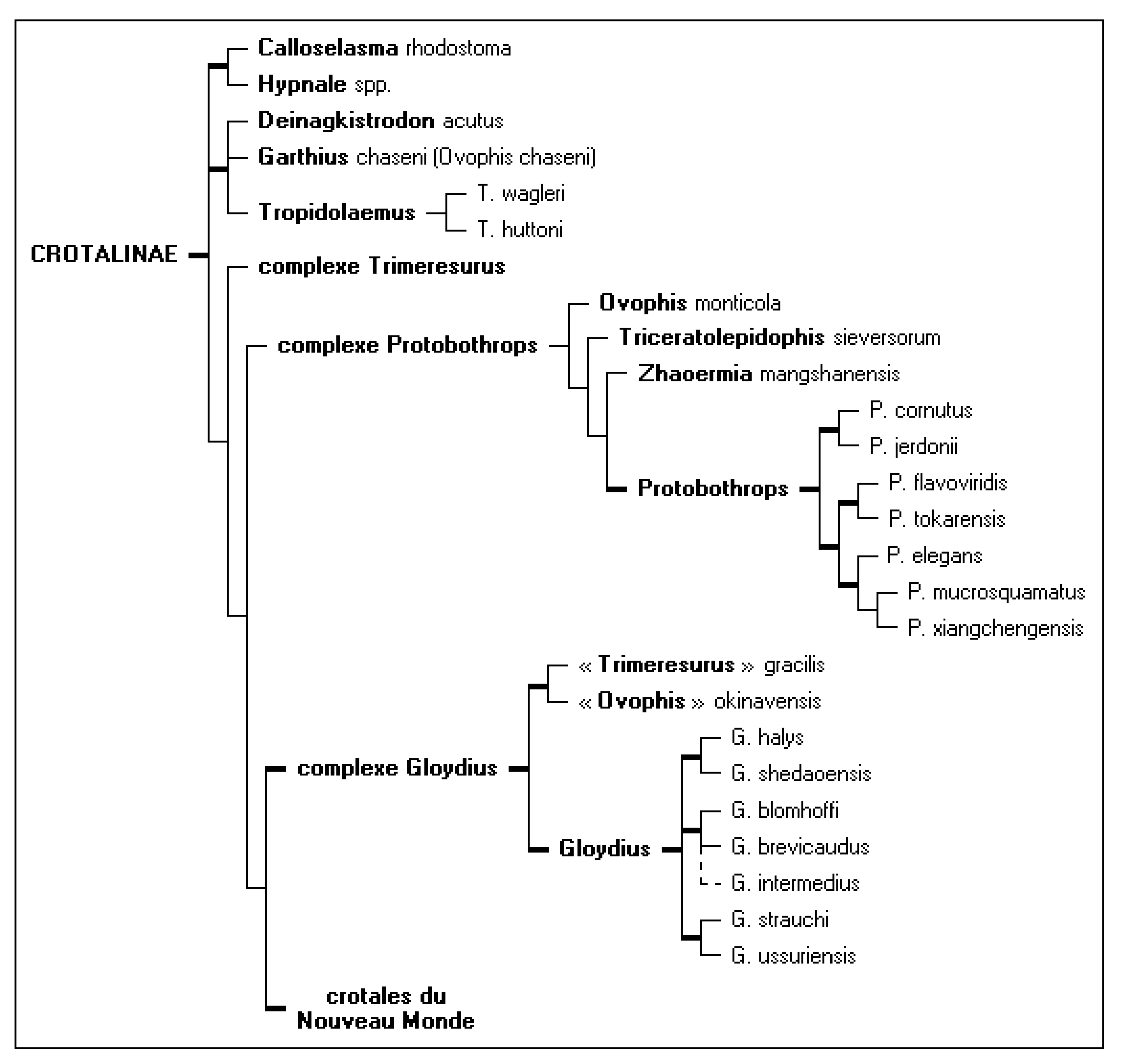


Figure 35. Phylogénie des crotales de l'Ancien Monde. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. La paire *Calloselasma/Hypnale* et le trio *Deinagkistrodon/Garthius* (nouveau nom de genre pour l'espèce *« Ovophis » chaseni*)/*Tropidolaemus* occupent la position la plus basale, soit comme groupes frères l'un de l'autres, soit comme taxons basaux successifs, dans cet ordre. Le complexe *Protobothrops* n'est pas considéré comme bien supporté (trait fin), son soutient n'étant assuré que par deux études ayant incorporé les mêmes gènes. Les espèces « *Trimeresurus* » *gracilis* et « *Ovophis* » *okinavensis* sont pour le moment mentionnées dans le respect de la taxonomie de l'EMBL Reptile Database, en sachant qu'elles sont nettement distantes de leurs genres respectifs. Enfin, la position de *Gloydius intermedius* est totalement hypothétique (trait pointillé). Se référer au texte pour le reste des détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée. Les genres ou les groupes génériques sont écrits en gras, les espèces le sont en caractère standard.

III-2-2-1-2 – Relations au sein du complexe *Trimeresurus* (arbre 6)

Si l'on excepte la position excentrée de « *Trimeresurus* » *gracilis* confirmée par plusieurs études (Castoe et Parkinson, 2006 ; Giannasi *et al.*, 2001a ; Malhotra et Thorpe, 2000, 2004a ; Tu *et al.*, 2000), le genre *Trimeresurus* tel qu'il est actuellement défini par l'EMBL Reptile Database ([D]) est généralement monophylétique.

Malgré de grandes différences d'écologie et de comportement, ce genre est très bien conservé morphologiquement, en particulier par la parfaite convergence des crotales verts, que l'on appelle également vipères des bambous. Ainsi, quatre espèces (*T. albolabris, T. popeiorum, T. stejnegeri* et *T. gramineus*), que l'on sait maintenant reconnaître sur la base de l'organisation des écailles et des hémipénis, étaient autrefois désignées sous le seul nom de *Trimeresurus gramineus* (voir par exemple Malhotra et Thorpe, 2004a). Par ailleurs, ce genre est caractérisé par de grandes variations géographiques et un grand dimorphisme sexuel dans les couleurs et dans l'organisation des écailles, ce qui a été l'origine de nombreuses erreurs taxonomiques (voir par exemple Malhotra et Thorpe, 2000). Ces ressemblances morphologiques inter-spécifiques et ces différences intra-spécifiques expliquent à part égale la difficulté de résolution de la phylogénie de ce complexe par le seul recours d'études morphologiques.

Divers groupements ont été tentés : les ovipares qui vivent au sol (par exemple *T. mucrosquamatus, T. flavoviridis, T. jerdoni*), les autres étant arboricoles, bruns (par exemple *T. puniceus*) ou avec des motifs (par exemple *T. trigonocephalus, T. kanburiensis, T. sumatranus*), la majorité correspondant aux crotales verts (par exemple les espèces *albolabris, popeorum, erythrurus, stejnegeri, tibetanus, macrops, gramineus, medoensis, flavomaculatus, hageni*) (Malhotra et Thorpe, 1997).

L'étude de Malhotra et Thorpe (2000) a été la première à inclure un nombre significatif (21) de crotales de l'Ancien Monde. Cette étude combinée de phylogénie génétique et morphologique reconnaît certains ensembles bien supportés, notamment par la morphologie des hémipénis et par le caractère séparé ou fusionné des écailles nasale et supralabiale. Ces travaux s'appuient sur une étude antérieure (Malhotra et Thorpe, 1997) qui a montré l'importance phylogénétique de ces deux caractères (montrant au passage avec certitude que la coloration verte est le résultat d'une convergence).

Deux types principaux d'hémipénis sont rencontrés dans ce complexe. Le premier est représenté par un organe fourchu, avec des lobes allongés, fins et lisses. En dehors de *Trimeresurus*, seuls *Calloselasma, Tropidolaemus* et *Hypnale* ont des lobes allongés, mais seul *Hypnale* n'a pas d'épines. Ce premier type présente quelques variations : un premier sous-type présente une région immédiatement sous la fourche dénudée, avec les calices (un type d'ornementation dans lequel des rangées de tissus forme un réseau de soutien) naissant sous cette région dénudée sur presque toute la longueur de la fourche (→ type long calyculé) ; un second arbore des papilles entre la fourche et les calices (→ type long papilleux) (Malhotra et Thorpe, 2000, 2004a).

Le second type d'hémipénis présent dans le complexe *Trimeresurus* est le type le plus rencontré chez les *Viperidae* : les lobes sont courts et ornementés d'épines sclérifiées. Au sein de *Trimeresurus*, certains types bien distincts d'hémipénis épineux ne sont retrouvés dans aucun autre genre. Le type 1 est constitué de lobes très courts ornés d'une dizaine d'épines par lobe, certaines étant grandes et grosses (plutôt à la base de la fourche), avec une région distale

calyculée, les calices s'étendant jusqu'à la fourche sur la face sillonée de l'organe. Dans le type 2, les épines sont longues et fines et ne s'élargissent pas à la base, regroupées en quelques rangées, en général sur toute la longueur des lobes (parfois absent de l'extrémité) ; les calices ne sont présents que sur le bord du sillon, parfois jusqu'à l'extrémité de l'organe (Malhotra et Thorpe, 2000, 2004a).

Dans une étude plus complète rassemblant 28 espèces de *Trimeresurus* dans le cadre d'une vaste étude sur la phylogénie des crotales asiatiques, les auteurs (Malhotra et Thorpe, 2004a) ont retrouvé ces groupes exactement dans les même termes et ont décidé de scinder ce vaste complexe en 6 genres (dont trois nouveaux), s'appuyant sur la correspondance entre les données génétiques et ces données morphologiques apportées en grande partie par la morphologie des hémipénis.

Précisons d'hors et déjà que toutes les études incorporant un nombre significatif de spécimens de ce complexe (Giannasi *et al*., 2001a ; Malhotra et Thorpe, 2004c ; Creer *et al*., 2003, 2006 ; Castoe et Parkinson, 2006) s'accordent avec toutes – ou presque toutes – ces distinctions. Les exceptions à cela seront discutées dans les parties correspondantes. Par ailleurs, en conclusion de leur étude phylogénétique sur les crotales asiatiques, Tu *et al*. (2000) avaient souligné que le genre *Trimeresurus*, bien que monophylétique après la séparation des genres *Tropidolaemus, Protobothrops* et *Ovophis*, serait sûrement encore divisé dans l'avenir.

III-2-2-1-2-1 – Genre *Trimeresurus sensu stricto*

Le premier groupe à se détacher de ce complexe est constitué par ce qui est fréquemment appelée le « **groupe du sous-continent indien** ». Cette classe très fortement supportée (pp BI=100%, bs MP=93% ; Malhotra et Thorpe, 2004a) contient les espèces *gramineus, trigonocephalus* et *malabaricus*, ainsi que les espèces non-indiennes *puniceus* et *borneensis*. Elle est caractérisée par un hémipénis épineux de type 2, considéré comme une synapomorphie de ce groupe (Malhotra et Thorpe, 2000, 2004a). Celui-ci contenant l'espèce type du genre (*T. gramineus*), les auteurs (Malhotra et Thorpe, 2004a) restreignent le genre ***Trimeresurus*** à ce seul ensemble. L'espèce *brongersmai*, jamais intégrée à une analyse moléculaire, fait clairement partie de cette classe par la morphologie de ses hémipénis (Malhotra et Thorpe, 2004a). Par ailleurs, l'espèce *strigatus*, qui avait été rapprochée du genre *Protobothrops* (Kraus *et al*., 1996), présente clairement des hémipénis de type 2, supportant son maintient dans le genre *Trimeresurus* (Malhotra et Thorpe, 2004a).

Deux des six arbres présentés par Giannasi *et al*. (2001a) supportent la paraphylie de ce genre *Trimeresurus sensu stricto*, avec *T. malabaricus* rapprochée de *T. popeiorum* (*vide infra*), ainsi séparée de *T. trigonocephalus* et *T. gramineus*. Toutefois, cette configuration n'est adoptée que dans les deux arbres les moins bien résolus. Il est cependant surprenant de remarquer que la polyphylie de ce genre est aussi parfaitement supportée dans ces arbres que sa monophylie l'est dans les autres…

La polyphylie du genre *Trimeresurus sensu stricto* est également supportée par Creer *et al*. (2006), les deux espèces non-indiennes étant détachées en position basale des autres. Cette séparation n'est toutefois pas bien supportée (BS≤4 ; bs≤66%), et les auteurs (Creer *et al*., 2006) précisent qu'un arbre contraint à respecter la monophylie de ce genre n'est pas significativement (dans le sens « statistiquement ») plus long que l'arbre MP.

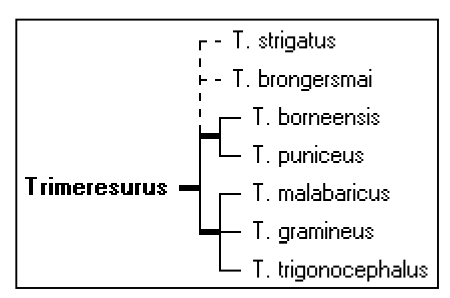


Figure 36. Phylogénie du genre *Trimeresurus sensu stricto*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. La paire non-indienne des espèces *borneensis* et *puniceus* se détache nettement des espèces du sous-continent indien ; les espèces *strigatus* et *brongersmai* sont incluses dans ce genre du fait de la morphologie caractéristique de leurs hémipénis, mais leur position phylogénétique est inconnue. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-1-2-2 – Genre *Parias*

Un autre groupe bien identifié est désigné sous le nom de « **groupe indomalayen** » en référence à sa localisation géographique. Celui-ci se compose des espèces *flavomaculatus, hageni, malcolmi, mcgregori, schultzei, sumatranus* (cette dernière n'étant pas reconnue par l'EMBL Reptile Database, [D]). Celui-ci est parfaitement supporté (pp BI=100%, bs MP=93% par Malhotra et Thorpe, 2004a ; Malhotra et Thorpe, 2000, n'ont inclus que les espèces *hageni* et *flavomaculatus*, sœurs à 73 et 84% dans les arbres MP et ML respectivement). Ce groupe est identifié par des hémipénis longs papilleux et par des écailles nasale et supralabiale séparées (Malhotra et Thorpe, 2000, 2004a). Pour ce groupe, le nom du genre ***Parias*** est valable, son espèce type est *Parias flavomaculatus* (Malhotra et Thorpe, 2004a).

Les trois études incorporant plus de deux représentants de ce genre supportent fortement la position basale de *Parias hageni* puis de *P. malcolmi* (Malhotra et Thorpe, 2004a ; Creer *et al.*, 2006 ; Castoe et Parkinson, 2006). Les relations entre les quatre autres espèces du genre ne sont pas résolues. La démarcation génétique entre *T. hageni* et *T. sumatranus* est nette (Malhotra et Thorpe, 2004a ; Castoe et Parkinson, 2006) bien que ces deux espèces soient souvent confondues l'une à l'autre. Le diagnostic différentiel entre ces deux espèces se fera principalement par l'organisation des écailles de la tête, bien que certains traits particuliers de la coloration puissent également les différencier (voir Sanders *et al.*, 2002, pour plus de détails sur cette question).

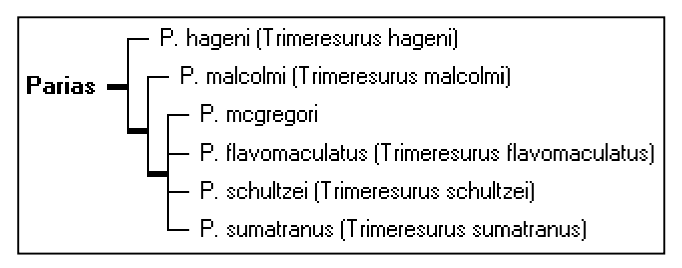


Figure 37. Phylogénie du genre *Parias*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Les deux espèces *hageni* et *malcolmi* se détachent nettement des quatre autres espèces pour lesquelles les relations ne sont pas résolues. Toutes ces espèces étaient incluses dans le genre « *Trimeresurus* » *sensu* EMBL Reptile Database ([D]). Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-1-2-3 – Genre *Cryptelytrops*

Le « **groupe *albolabris*** », le plus grand, comporte 10 espèces dans l'étude de Malhotra et Thorpe (2004a) : *albolabris, andersonii, cantori, erythrurus, insularis, kanburiensis, macrops, purpureomaculatus, septentrionalis, venustus*. Ce groupe se caractérise par des hémipénis longs principalement papilleux (calyculés pour les espèces *insularis* et *cantori*) et par des écailles nasale et supralabiale fusionnées (Malhotra et Thorpe, 2000, 2004a). Le nom du genre ***Cryptelytrops*** est valable pour ce groupe, son espèce type est *Cryptelytrops purpureomaculatus* (Malhotra et Thorpe, 2004a).

Les espèces *labialis* et *fasciatus*, qui n'ont pas été incluses à ces deux études, ont des écailles fusionnées et un hémipénis long et fin, nettement identiques aux caractères du genre *Cryptelytrops* dont ils font vraisemblablement parti (Malhotra et Thorpe 2004a). Cette position est confirmée pour l'espèce *fasciatus* par David *et al.* (2003) et Creer *et al.* (2006) qui la placent comme sœur de *C. insularis*. La distinction entre les deux espèces se fait par un certain nombre de caractères incluant la couleur générale, la taille de la queue et du museau, la taille et l'organisation des écailles céphaliques (supraoculaires, internasales, 3ème supralabiale, nombre d'infralabiales). Se référer à David *et al.* (2003) pour plus de détails sur cette question.

Ce genre est celui pour lequel la monophylie est la moins certaine. Malhotra et Thorpe (2000, 2004a) le considéraient tantôt monophylétique (≤50%), tantôt placé en trichotomie non résolue avec le groupe *stejnegeri* (*vide infra*) : il est clairement scindé en deux lignées, l'une comprenant les trois espèces *kanburiensis, macrops* et *venustus* (ou la seule espèce *kanburiensis* dans l'étude de Malhotra et Thorpe, 2000, les deux autres n'ayant pas été incluses à cette étude), la seconde comprenant toutes les autres. Malhotra et Thorpe (1997) supportent également cette paraphylie, avec *C. kanburiensis* détaché des espèces *albolabris, cantori, purpureomaculatus* et *eythrurus*. Giannasi *et al.* (2001a), dans leurs deux arbres les moins résolus, associent *C. eythrurus* (spécimen de Java), *C. cantori* et *C. albolabris* à cette même espèce *stejnegeri*, étant ainsi détachées du reste de l'espèce *C. albolabris*. Comme précédemment, la monophylie de ce genre est aussi fortement supportée dans ces deux arbres que réfutée dans les quatre autres (cf. III-2-2-1-2-1). Dans l'étude de Malhotra et Thorpe (2004c), c'est l'espèce *popeiorum* (*vide infra*) qui rend ce genre paraphylétique. Cette association n'est toutefois que faiblement supportée par l'analyse BI, et réfutée par l'analyse MP. Creer *et al.* (2006) supportent faiblement la monophylie du genre *Cryptelytrops*, celle-ci n'étant bien supportée que si l'on écarte les espèces *macrops* et *venustus* (+/- *insularis* et *fasciatus*, dont la position est ambiguë). Enfin, Castoe et Parkinson (2006), dont les résultats ont été utilisés précédemment comme référence dans la classification des crotales, reconnaissent également dans leur arbre MP la séparation des deux espèces *venustus* et *macrops*, à l'exclusion du reste du genre (*insularis, septentrionalis, albolabris, andersonii, cantori, erythrurus* et *purpureomaculatus*) ; le genre est monophylétique dans l'arbre BI, ces deux espèces étant fortement basales.

Les preuves convergent donc pour considérer les trois espèces *kanburiensis*, *venustus* et *macrops* comme séparées de ce genre, formant éventuellement un genre tritypique encore sans nom. Dans ce groupe, *C. kanburiensis* est sœur des deux autres, comme montré par Malhotra et Thorpe dans deux études (2004a, 2004c), la seconde portant spécifiquement sur la validité du taxon *venustus* en tant qu'espèce, laquelle avait été remise en cause vis à vis de *C. kanburiensis*. Les différences génétiques observées dans ces deux études, renforcées par le fait que *C. macrops* est plus proche de *C. venustus* que ne l'est *C. kanburiensis*, sont

également retrouvées au niveau de la morphologie : coloration toujours moins prononcée chez *C. kanburiensis*, avec une coloration ventrale blanc-crème plutôt que tirant sur le vert ; les mâles de *C. kanburiensis* ont des écailles labiales plus nettement marquées ; la bande blanche latérale est moins évidente. Contrairement à ce qui avait d'abord été avancé, aucun critère des écailles ne distingue sans équivoque les deux espèces, même si la rostrale a tendance à être plus triangulaire, s'il y a une tendance à un plus petit nombre d'écailles entre les bords rostraux des supraoculaires, s'il y a plus souvent au moins une écaille entre la troisième supralabiale et la suboculaire chez *C. kanburiensis*, et si la réduction d'écailles dorsales de 17 à 15 rangées est en général plus rapide (implique un plus petit nombre d'écailles) chez cette espèce. Pour plus de détails, se reporter à Malhotra et Thorpe (2004c).

Les relations au sein du reste du genre sont mal résolues. Il apparaît toutefois à peu près certain que les espèces *C. purpureomaculatus* et *C. erythrurus* sont paraphylétiques, mélangées l'une à l'autre au sein d'une classe unique (Malhotra et Thorpe, 1997, 2000, 2004a ; Castoe *et al.*, 2006), bien que Creer *et al.* (2006) supportent la monophylie de ces deux genres.

De même, plusieurs études incorporant un certain nombre de spécimens de *C. albolabris* s'accordaient pour la considérer comme polyphylétique, avec trois populations bien identifiées : une population correspondant aux spécimens de l'est de l'île de Java et des îles Lesser Sunda, une population correspondant aux spécimens népalais, la dernière regroupant toutes les autres populations (Malhotra et Thorpe, 2000 ; Giannasi *et al.*, 2001a). Ces trois populations correspondent aux groupes identifiés par les auteurs dans une étude précédente (Malhotra et Thorpe, 1997), supportant toutefois la monophylie de l'espèce pour avoir considéré à tord *C. purpureomaculatus* comme « outgroup ». Elles ont été toutes les trois élevées au rang d'espèces par Giannasi *et al.* (2001b), respectivement *« Trimeresurus » insularis* et *« T. » septentrionalis* pour les populations insulaires et népalaise. Les auteurs reconnaissaient encore des subdivisions au sein de l'espèce nominale restante, considérées alors comme des variations géographiques. Toutefois, la monophylie de *C. insularis sensu stricto* reste douteuse (Creer *et al.*, 2006 ; Castoe et Parkinson, 2006).

Ces deux espèces insulaires sont généralement basales, dans cet ordre, du genre *Cryptelytrops sensu stricto* (Malhotra et Thorpe, 1997, 2000, 2004a ; Giannasi *et al.*, 2001a ; David *et al.*, 2003 ; Creer *et al.*, 2006 ; Castoe et Parkinson, 2006).

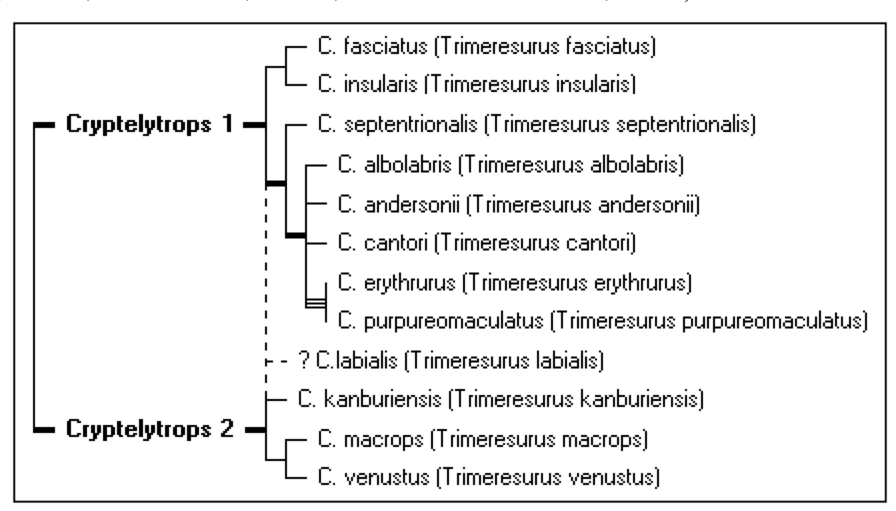


Figure 38. Phylogénie du genre *Cryptelytrops* (page précédente). Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Deux lignées se détachent nettement de ce genre, possiblement polyphylétique, l'une comprenant les espèces *kanburiensis*, *macrops* et *venustus*, l'autre comprenant le reste du genre. Dans ce dernier groupe, les espèces insulaires *fasciatus* et *insularis* sont basales, suivie de l'espèce népalaise *septentrionalis*. Les espèces *erythrurus* et *purpureomaculatus* forment ensemble une classe mais sont mutuellement paraphylétiques. Enfin, l'espèce *labialis*, rapprochée de ce groupe par des critères morphologiques, n'a pas été située par rapport aux deux lignées de ce genre. Toutes ces espèces étaient incluses dans le genre « *Trimeresurus* » *sensu* EMBL Reptile Database ([D]). Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-1-2-4 – Genre *Popeia*

Le « **groupe *popeiorum*** » ne comprend que l'espèce nominale, dont les auteurs pressentaient qu'elle désignait en réalité un complexe d'espèces non encore nommées (Malhotra et Thorpe, 2004a). Sa monophylie est parfaitement supportée (≥97% dans les deux études de Malhotra et Thorpe, 2000, 2004a). Ce groupe est caractérisé par un hémipénis long calyculé (comme *T. insularis* et *T. cantori*, *vide supra*). Les auteurs (Malhotra et Thorpe, 2004a) proposent pour lui le nouveau nom de genre ***Popeia***.

Une revue morphologique complète du groupe *popeiorum* a récemment (Vogel *et al.*, 2004) conduit à l'identification de cinq classes, toutes élevées au rang d'espèce, correspondant à l'espèce nominale, à deux sous-espèces de cette espèce ainsi qu'à deux nouvelles espèces encore jamais décrites, soient respectivement *P. popeiorum* (nord-est de l'Inde, Myanmar, nord et ouest de la Thaïlande, nord du Laos), *P. sabahi* (Bornéo), *P. barati* (ouest et sud de Sumatra), *P. fucatus* (sud de Myanmar, sud de la Thaïlande, Malaisie Orientale) et *P. nebularis* (Malaisie Occidentale). Par ailleurs, les auteurs (Vogel *et al.*, 2004) précisent qu'une sixième classe au statut ambigu (nord de Sumatra) à été incluse à l'espèce *P. sabahi* avec la mention *insertae sedis*. La description de ces cinq espèces est détaillée dans la suite de cet article (Vogel *et al.*, 2004).

Les espèces *nebularis* et *sabahi* présentent de fortes homologies morphologiques (faible nombre d'écailles ventrales et absence de bandes postoculaires dans les deux sexes notamment) suggérant qu'elles sont sœurs l'une de l'autre. Par ailleurs, *P. popeiorum* et *P. fucatus* sont réunies par un grand nombre d'écailles ventrales, temporales et occipitales, lesquelles sont en général fortement surélevées au moins chez les mâles, et par la présence de bandes postoculaires ; le second groupe se défini par les critères contraires. Ceci suggère la phylogénie suivante : ((*popeiorum, fucatus*) (*barati* (*nebularis, sabahi*))). Précisons enfin que les aires de répartition des deux espèces *fucatus* et *nebularis* se chevauchent partiellement, sans qu'aient pu être mis en évidence des signes d'interfécondité (par la découverte d'individus au phénotype intermédiaire notamment) : cette sympatrie est un signe fort de la validité du statut d'espèce, au moins pour ces deux taxons. Se reporter à Vogel *et al.* (2004) pour plus de détails sur ce complexe.

La même année, Sanders *et al.* (2004) décrivaient une nouvelle espèce, trouvée sur les contreforts des Cameron Highlands, en Malaisie Occidentale. Elle est clairement morphologiquement et écologiquement distincte des autres populations du pays. *Popeia inornata* sp. nov. se distingue par l'absence de bande rouge ou orange chez les mâles adultes, par un faible comptage d'écailles ventrales (≤156), par des yeux verts, par une tête longue et fine, par une peau interstitielle (entre les écailles) noire et la base des écailles dorsales bordée de bleue. Aucune autre espèce connue de crotale vert ne partage son aire de répartition. Mais

comme le soulignent Sanders *et al*. (2006), le nom de *P. nebularis* a la priorité sur celui de *P. inornata*, lequel est considéré comme synonyme junior du premier.

Ces derniers (Sanders *et al*., 2006) précisent enfin que leurs études moléculaire et morphométrique ne reconnaissent pas les cinq espèces identifiées par Vogel *et al*. (2004), bien que ces deux études s'accordent pour considérer les populations de Sumatra, de Bornéo et de Malaisie comme des ensembles distincts. Se reporter à l'étude (Sanders *et al*., 2006) pour plus de précisions sur les raisons de cette remise en question. Quoi qu'il en soit, il est certain que ce genre sera dans un avenir proche l'objet de plusieurs remaniements taxonomiques.

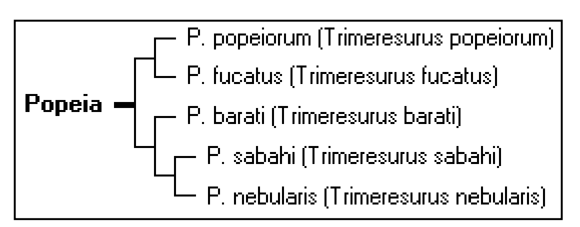


Figure 39. Phylogénie du genre *Popeia*. Dans cet arbre, seul le genre lui-même a été considéré comme bien supporté (identifié par un trait gras), la phylogénie des espèces n'ayant été déterminée que par une étude morphologique, dont les résultats n'ont pas été supportés par une autre étude mixte génétique/morphologique. Toutes ces espèces étaient incluses dans le genre « *Trimeresurus* » *sensu* EMBL Reptile Database ([D]). Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-1-2-5 – Genre *Viridovipera*

Le « **groupe *stejnegeri*** » est lui aussi très bien identifié quoique variablement supporté (entre 53 et 97% dans les deux études de Malhotra et Thorpe, 2000, 2004a). Il est constitué par les quatre espèces *medoensis, vogeli, stejnegeri* et *gumprechti* (Malhotra et Thorpe, 2000, n'ayant pu inclure que l'espèce *stejnegeri*) et se caractérise par des hémipénis épineux de type 1 qui ne sont retrouvés que dans ce groupe (Malhotra et Thorpe, 2000, 2004a). Les auteurs (Malhotra et Thorpe, 2004a) proposent pour ce groupe le nouveau nom de genre ***Viridovipera***, par égard au fait que ce groupe est le seul du complexe à ne contenir que des crotales verts.

La paraphylie de ces deux genres *Viridovipera* et *Popeia* n'a été proposée qu'une seule fois, dans une des analyses de Creer *et al*. (2006). Les deux genres étaient mélangés l'un à l'autre dans une classe faiblement supportée (BS=2 ; bs MP<50%), alors que l'autre analyse proposait fortement la monophylie des deux genres *Viridovipera* (BS=13 ; bs MP=96%) et *Popeia* (BS=40 ; bs MP=100%).

Les études moléculaires supportent bien l'association (*vogeli* (*gumprechti, stejnegeri*)) (Malhotra et Thorpe, 2004c, 2004b, 2004a ; Creer *et al*., 2006 ; Castoe et Parkinson, 2006) et, quand elle est incluse à l'étude, la position basale de l'espèce *medoensis* (Malhotra et Thorpe, 2004a ; Castoe et Parkinson, 2006). Par ailleurs, le taxon *yunnanensis*, élevé au rang d'espèce par Malhotra et Thorpe (2004b), est fortement supporté comme étant frère de *Viridovipera gumprechti*. Signalons toutefois qu'elle était une sous-espèce de « *Trimeresurus* » *stejnegeri*, au même titre que la sous-espèce « *T.* » *s. chenbihui*, toutes deux ayant des affinités avec le taxon *gumprechti* : s'il s'avère que ces trois taxons forment une seule espèce, le nom de *yunnanensis* a la priorité sur celui de *gumprechti* ; et si *Viridovipera chenbihui* est bien une espèce distincte, le nom de *chenbihui* prévaut toujours sur celui de *gumprechti*. La question est pour le moment difficile à trancher étant donné que les holotypes de ces taxons n'étaient

pas disponibles pour les analyses morphométriques. Se reporter à Malhotra et Thorpe (2004b) pour de plus amples détails.

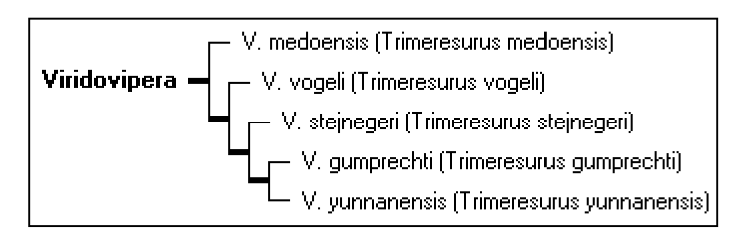


Figure 40. Phylogénie du genre *Viridovipera*. Dans cet arbre, toutes les relations sont considérées comme bien supportées (identifiées par un trait gras). Toutes ces espèces étaient incluses dans le genre « *Trimeresurus* » *sensu* EMBL Reptile Database ([D]). Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-1-2-6 – Genre *Himalayophis*

Les critères morphologiques énoncés précédemment (longueur des lobes et ornementation des hémipénis, caractères des écailles nasale et supralabiale) ne permettent pas de classer ***T. tibenatus*** dans un des cinq genres précédents : son hémipénis épineux ressemble par plusieurs aspects au type 3 (caractérisant la majorité des crotales), mais il en diffère par d'autres. Malhotra et Thorpe (2004a) proposent pour cette espèce le nouveau nom de genre ***Himalayophis***, en raison du fait qu'il n'est trouvé que dans des petites régions de l'Himalaya.

Signalons que Orlov et Helfenger (1997) ont décrit une nouvelle espèce, découverte dans le centre du Népal, à 2700 m d'altitude. Différentes espèces du crotales ont été mentionnées dans cette région : *Ovophis m. monticola*, *Cryptelytrops a. albolabris, C. a. septentrionalis, C. erythrurus, Trimeresurus gramineus, Viridovipera yunnanensis, Protobothrops jerdonii*. De plus, *Himalayophis tibetanus* (morphologiquement la plus proche de la nouvelle espèce) est présente au Tibet voisin.

Trimeresurus karanshahi sp. nov. se distingue de tous les autres crotales verts népalais par un plus petit nombre de rangées d'écailles à mi-longueur du corps (19) et par la largeur relative du tour de corps, sans aplatissement latéral (probablement dû à un caractère arboricole moins prononcé). Ce serpent est intermédiaire entre les crotales verts arboricoles et les espèces terrestres du genre *Ovophis*.

Elle diffère par ailleurs de *H. tibetanus* par : un plus faible comptage d'écailles dorsales (21-19-17 contre 23-21-17) ; des points rouges-bruns disposés uniquement le long d'une ligne passant par l'axe vertébral (plutôt qu'éparpillés sur toute la surface dorsale du corps) ; l'union de ces points rouges au niveau de la queue pour former une bande longitudinale (contre une coloration verte) ; une ligne brun-rouge sur les côtés de la tête (non présente chez *H. tibetanus*) ; une gorge claire, blanc-vert, avec de grosses taches irrégulières noires (contre une coloration vert clair sans taches chez *H. tibetanus*) (Orlov et Helfenger, 1997). La localisation géographique de cette espèce et sa proximité morphologique avec l'espèce *tibetanus* en font selon toute probabilité un membre du genre *Himalayophis*.

III-2-2-1-2-7 – Genre *Peltopeltor*

L'espèce actuellement reconnue sous le nom de ***« Trimeresurus » macrolepis*** n'a jamais été incluse à une étude moléculaire. Elle se caractérise par des hémipénis se rapprochant de ceux retrouvés dans le genre *Popeia*, sans épines ni papilles, avec l'aire

calyculée commençant à quelque distance de la furcation et continuée jusqu'à l'extrémité. Toutefois, cette espèce est unique par la possession de grandes écailles céphaliques, qui le rapprochent plus du complexe *Agkistrodon* (Malhotra et Thorpe, 2004a). Sa position ne pourra sûrement être résolue que par la génétique. Les auteurs (Malhotra et Thorpe, 2004a) considèrent le nom de genre ***Peltopeltor*** comme valable pour cette espèce.

III-2-2-1-2-8 – Relations entre ces genres

Si la distinction de ces six genres est, à quelques exceptions près, bien nette, les relations qui les unissent le sont nettement moins. Toutes les études ayant incorporé un nombre significatif d'espèces placent le genre *Trimeresurus* en position basale du complexe à qui il a donné son nom (Malhotra et Thorpe, 2000, 2004c, 2004a ; Creer *et al.*, 2003, 2006 ; Castoe et Parkinson, 2006) et, à l'exception de Malhotra et Thorpe (2004c) qui intègrent le genre *Popeia* au sein du genre *Cryptelytrops* (ce que ne supporte aucune autre étude), placent les genres *Popeia* et *Parias* en position basale de *Viridovipera* et de *Cryptelytrops*. Ces deux premiers genres forment parfois une classe (Malhotra et Thorpe, 2000 ; une des constructions de Malhotra et Thorpe, 2004a, l'autre étant non résolue ; Creer *et al.*, 2006). Enfin, les deux fois où le genre monotypique *Himalayophis* a été intégré à une étude moléculaire, il formait une classe bien supportée avec le genre *Popeia*. Il serait hasardeux de considérer plus de relations comme fiables.

L'ensemble des relations phylogénétiques au sein de ces genres ainsi que les relations trouvées entre ces différents groupes est résumé dans l'arbre 6 figurant en annexe.

III-2-2-1-3 – Relations au sein de la tribu des *Crotalini* (arbre 7)

La tribu des *Crotalini* rassemble dans un groupe monophylétique tous les crotales communément appelés serpents à sonnette (« Rattlesnakes »), correspondant aux deux genres *Sistrurus* et *Crotalus*. Le genre *Sistrurus* (3 espèces : *S. catenatus, S. miliarius et S. ravus*) se démarque bien par des critères vertébraux, par l'organisation du bruiteur, par des critères caryologiques, par la taille et la forme de l'écaille rostrale, par l'organisation de l'hémipénis, et par la distance entre les lymphapophyses (Murphy *et al.*, 2002). Le genre *Crotalus*, beaucoup plus diversifié (29 espèces reconnues par l'EMBL Reptile Database, [D]), a été initialement scindé en 4 groupes que sont les petits serpents de montagne (groupe *triseriatus*) et les gros serpents de plaine (groupes *atrox, viridis, durissus*).

Seules deux études (Murphy *et al.*, 2002 ; Castoe et Parkinson, 2006) ont tenté de résoudre la phylogénie des serpents à sonnette dans leur ensemble. Il existe un certain nombre de différences entre ces deux études, mais certains groupes sont communément reconnus et bien supportés dans les deux études. Précisons par ailleurs que, si seulement deux études sont disponibles pour cette phylogénie générale des *Crotalini*, elles utilisent en partie des gènes différents (12S, 16S, *cyt b*, $ARNt^{Val}$ et ND5 pour la première, 12S, 16S, *cyt b* et ND4 pour la seconde) ainsi qu'un échantillon presque exhaustif de la tribu, ce qui leur confère tout de même un bon niveau de confiance.

III-2-2-1-3-1 – Genre *Sistrurus*

Le genre *Sistrurus* ne se compose que de trois espèces, assez bien définies morphologiquement à l'exclusion des autres serpents à sonnette (*vide supra*). Les diverses analyses proposées par Murphy *et al.* (2002) supportent toutes néanmoins la polyphylie de ce

genre, *Sistrurus ravus* étant nettement détachée des autres espèces et située au sein du genre *Crotalus*. Ce résultat est supporté par des valeurs statistiques en général élevées (« decay values » [un indice encore différent, fonctionnant un peu comme le « Bremmer support »] compris entre 4 et 36, « bootstrap » compris entre 70 et 100%).

Les auteurs (Murphy *et al*., 2002) proposent de faire passer l'espèce *ravus* dans le genre *Crotalus*, ce que supportent Castoe et Parkinson (2006). Cette dissociation de l'espèce *ravus* avait déjà été remarquée par Parkinson *et al*. (2002).

III-2-2-1-3-2 – Groupe *triseriatus*

Les deux études (Murphy *et al*., 2002 ; Castoe et Parkinson, 2006) supportent bien la monophylie du groupe *triseriatus*, composé des espèces *C. aquilus*, *C. lepidus*, *C. triseriatus* et *C. pusillus*, cette dernière étant sœur des autres (indices compris entre 74 et 98%, « decay values » compris entre 5 et 10). Par ailleurs, *C. triseriatus* apparaît toujours polyphylétique, par la position de *C. aquilus* (Murphy *et al*., 2002) ou de *C. aquilus* et *C. lepidus* (Castoe et Parkinson, 2006). Aucune décision taxonomique n'a été proposée par les auteurs.

III-2-2-1-3-3 – *Crotalus ravus, C. cerastes, C. polystictus*

Castoe et Parkinson (2006) supportent le placement de *Crotalus r*avus – *« Sistrurus » ravus sensu* EMBL Reptile Database ([D]) – en position basale de ce groupe *triseriatus*. Cette association est supportée dans cette étude par une « bootstrap value » de seulement 62%, mais la « posterior probability » de l'analyse BI est de 100%. Dans l'étude de Murphy *et al.* (2002), cette association est retrouvée dans trois des quatre analyses proposées, même si elle n'est que moyennement supportée ; le quatrième arbre place *Crotalus ravus* et le groupe *triseriatus* comme taxons basaux successifs (dans cet ordre) du genre *Crotalus*, ce schéma étant très faiblement supporté. C'est pourtant cette configuration qu'ont choisi d'adopter les auteurs (Murphy *et al*., 2002) dans leur arbre préféré, car le placement basal de *Crotalus ravus* ne contredit pas les données anatomiques (considérant les caractères de *Sistrurus sensu lato* comme ancestraux, les caractères « *Crotalus* » n'étant apparus qu'après la spéciation de *Crotalus ravus*).

Par ailleurs, les deux analyses de Castoe et Parkinson (2006) supportent la position basale au sein du genre *Crotalus* de *C. polystictus*, l'espèce *C. cerastes* étant soit la deuxième du genre à diverger (suivie du groupe *ravus-triseriatus*), soit basale de ce groupe *ravus-triseriatus*, lequel devient le second groupe à diverger. Cette configuration est supportée par Murphy *et al*. (2002), qui placent toujours les espèces *polystictus* et *cerastes* en position basale par rapport au groupe *ravus-triseriatus*, sauf dans la configuration « préférée » ou la paire *cerastes/polystictus* est la suivante à diverger. Précisons que dans cette analyse (Murphy *et al*., 2002), la position basale de *C. ravus* n'est pas bien supportée (di=2 ; bs=55%), et la position dérivée de la paire *cerastes/polystictus* l'est encore moins (di=1 ; bs<50%).

Tout ceci me conduit à préférer l'hypothèse proposée par Castoe et Parkinson (2006) plaçant *C. polystictus* comme basale du genre, suivie de *C. cerastes* et du groupe *ravus-triseriatus* (comme taxons basaux successifs ou formant ensemble un groupe *cerastes-ravus-triseriatus*). Précisons pour finir que l'analyse de Murphy *et al*. (2002), comme le soulignent Castoe et Parkinson (2006), n'utilisent pour construire leurs arbres qu'une approche par « maximum parsimony », alors que Castoe et Parkinson (2006) utilisent en plus la méthode par « bayesian inference », actuellement considérée comme plus fiable.

III-2-2-1-3-4 – Groupe *durissus*

Un autre groupe est unanimement reconnu : le groupe *durissus*, composé des espèces *basiliscus, durissus, enyo, molossus, unicolor* et *vegrandis*. Ce groupe n'est pas toujours très bien supporté par les indices statistiques, mais est contant dans toutes les analyses (sauf une, *vide infra*). *C. molossus* est toujours fortement lié à *C. basiliscus* (indices ≥90%, « decay indice » compris entre 8 et 21 ; Murphy *et al*., 2002 ; Castoe et Parkinson, 2006). Le trio des espèces *unicolor, durissus* et *vegrandis* est également parfaitement supporté (indices ≥99%, « decay indice » compris entre 10 et 36 ; Murphy *et al*., 2002 ; Castoe et Parkinson, 2006), *C. unicolor* étant toujours sœur des deux autres.

La position de *C. enyo* est plus variable, une analyse (ne comparant que les données des gènes codant pour les ARN ; Murphy *et al*., 2002) la séparant même du reste du groupe *durissus*. C'est vraisemblablement ce taxon qui explique que ce groupe, à la phylogénie par ailleurs bien établie, ne soit que moyennement supporté statistiquement.

Le complexe *Crotalus durissus*, réparti depuis les régions sèches du Mexique jusque dans la forêt tropicale d'Amérique Centrale et d'Amazonie avait été séparé en trois espèces *C. durissus* (Amérique du Sud), *C. simus* (Mexique et Amérique Centrale) et *C. totonacus* (nord-est du Mexique) (se référer à Wüster *et al*., 2005c, pour la bibliographie correspondante). Une étude récente (Wüster *et al*., 2005c) supporte le statut d'espèce accordé à *C. totonacus*, qui apparaît comme une lignée ancienne, plus proche de *C. molossus* et *C. basiliscus* que de *C. durissus*. La position de *C. totonacus* rend d'ailleurs *C. molossus* polyphylétique dans cette étude (Wüster *et al*., 2005c).

En revanche, *C. simus* apparaît comme paraphylétique et hautement hétérogène, les taxons *culminatus* (sud-ouest du Mexique) et *tzabcan* (péninsule du Yucatán) formant des classes hautement distinctes, à la fois génétiquement et morphologiquement. Les auteurs (Wüster *et al*., 2005c) les considèrent donc comme des espèces séparées, *C. culminatus* et *C. tzabcan*, même s'ils précisent que des travaux supplémentaires sont nécessaires pour s'en assurer.

De plus, *C. simus simus* (*C. durissus durissus* d'après l'EMBL Reptile Database, [D]) est polyphylétique : les spécimens du nord-est du Mexique (Veracruz) sont frères de la nouvelle espèce *C. culminatus*, les autres populations d'Amérique Centrale étant sœurs des espèces sud-américaines (Wüster *et al.*, 2005c). En l'absence de données supplémentaires sur ces taxons, en particulier de données morphologiques précises, aucune mesure taxonomique n'est proposée pour cette sous-espèce.

Au sein des espèces sud-américaines du complexe *C. durissus*, des variations de motifs superficiels ont conduit à une pléthore de sous-espèces voire d'espèces (voir par exemple Wüster *et al*., 2002a), le plus souvent mal définies. Cette étude (Wüster *et al*., 2005c) montre que toutes les populations d'Amérique du Sud de *C. durissus*, formant ensemble un groupe monophylétique, sont en plus très proches génétiquement. Au sud de l'Amazone, la faible distinction phylogéographique suggère que la distinction des sous-espèces n'est pas à propos : les auteurs (Wüster *et al*., 2005c) « synonyment » *C. d. cascavella* et *C. d. collilineatus* avec *C. d. terrificus* (mais ne disent rien du statut des sous-espèces *C. d. dryianas* et *C. d. ruruima*, également présentes au sud du fleuve, pourtant intégrées à leur étude). Au nord du fleuve, les populations d'Aruba (*C. d. unicolor*) et du nord-ouest du Venezuela (*C. d. vegrandis*), souvent reconnues comme des espèces distinctes (y compris par

l'EMBL reptile Database, [D]), sont placées au sein des populations sud-américaines de *C. durissus*, avec toutefois des distinctions morphologiques plus importantes. Les auteurs (Wüster *et al*., 2005c) ne statuent pas pour le moment. Se référer également à Wüster *et al*. (2002a) pour la discussion sur ces populations sud-américaines. Le statut de ce complexe étant encore incertain, notamment sur la question du rang taxonomique des actuelles espèces *vegrandis* et *unicolor*, il me paraît plus satisfaisant de respecter la nomenclature de Wüster *et al*. (2002a, 2005c), cette dernière étant de loin l'étude la plus complète sur ce complexe, et d'en faire des sous-espèce de *C. durissus*. L'ensemble de ces relations au sein du groupe *durissus* est reporté dans la figure 41.

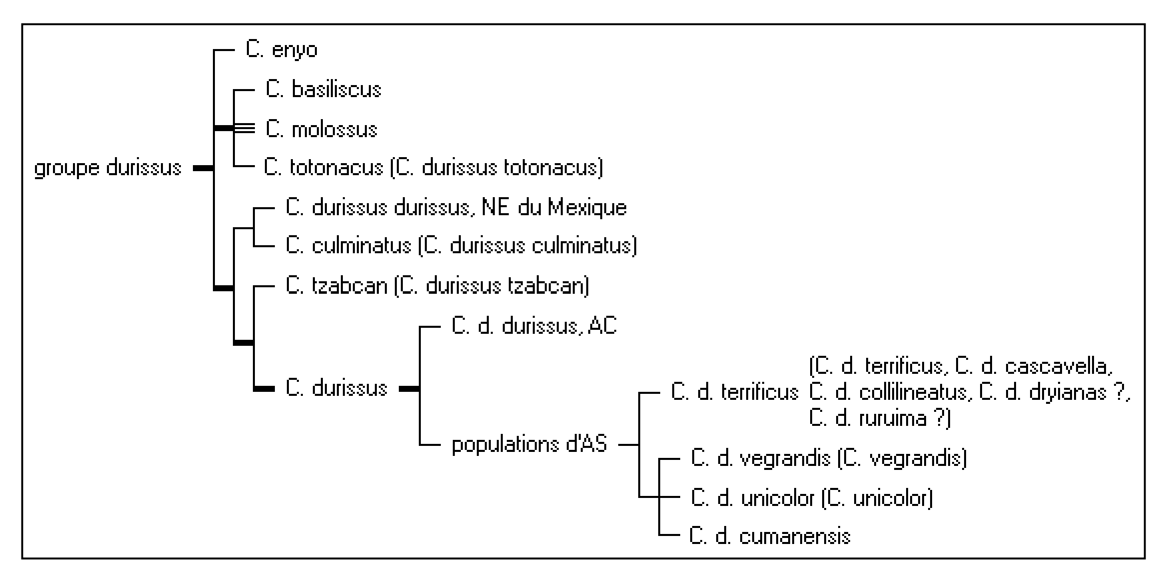


Figure 41. Phylogénie du groupe *durissus*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Un certain nombre d'espèces ont été créées à partir du complexe *C. durissus* : *C. totonacus, C. culminatus, C. tzabcan, C. vegrandis, C. unicolor*. Le statut des trois premières est validé en tant qu'espèces, mais les deux dernières sont incluses au sein des populations d'Amérique du Sud (AS) de *C. durissus* et, en attendant des données plus solides sur la phylogénie de ce complexe, sont toujours considérées comme des sous-espèces. Les populations de cette espèce situées au sud de l'Amazone ont été « synonymées » à la sous-espèce *terrificus*. Enfin, la sous-espèce nominale est sûrement diphylétique, les populations d'Amérique Centrale (AC) étant nettement séparées de celles du nord-est (NE) du Mexique. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

Murphy *et al.* (2002) reconnaissent par ailleurs le taxon *estebanensis* comme une espèce valide, probablement sœur de *C. molossus* dont elle fait partie dans la classification de l'EMBL Reptile Database ([D]).

La position de ce groupe *durissus* est en revanche très variable d'une étude à l'autre et au sein d'une étude, même si l'inclusion à une classe contenant les groupes *atrox* et les espèces *viridis* (*sensu lato*), *willardi, adamanteus, mitchelli* et *tigris* (*vide infra*) est supportée par une « posterior probability » de 97% (Castoe et Parkinson, 2006) et correspond beaucoup à la configuration préférée de Murphy *et al*. (2002).

III-2-2-1-3-5 – Groupe *atrox*

Le groupe *atrox* est le dernier gros ensemble communément reconnu par Murphy *et al*. (2002) et par Castoe et Parkinson (2006). Il se compose des espèces *atrox, catalinensis*, « *exsul* » (officiellement « synonymée » à *C. ruber* par la Commission Internationale de la Nomenclature Zoologique ; Crother *et al*., 2003), *ruber* et *tortugensis*. La phylogénie de ce groupe est bien résolue puisque les deux études reconnaissent les deux paires

atrox/tortugensis et *« exsul »/ruber*. La position de *C. catalinensis* est variablement basale de l'une ou de l'autre paire. Murphy *et al*. (2002) reconnaissent la sous-espèce *C. ruber lorenzoensis* comme une espèce valide.

Par ailleurs, Murphy *et al*. (2002), qui avaient inclus plusieurs spécimens de *C. atrox* montrent que la population de Santa Cruz se détache du reste du genre par la position intermédiaire de *C. tortugensis* ; aucune décision taxonomique n'a été proposée.

Aucune association pour ce groupe atrox n'est privilégiée, à l'exception de l'inclusion au groupe discuté dans le cadre du groupe *durissus* (partie précédente).

III-2-2-1-3-6 – Groupe *viridis*

Murphy *et al*. (2002) incluent dans trois de leurs analyses *C. adamanteus* à la définition de leur groupe *atrox* comme taxon basal de ce groupe. Toutefois, si la monophylie du groupe *atrox* (*sensu stricto*) est bien supportée (di = 3/13/13 ; bs = 52/96/100%), l'inclusion de *C. adamanteus* l'est nettement moins (di = 3/3/1 ; bs = 65/61/65%).

La quatrième analyse de Murphy *et al*. (2002) inclus au contraire *C. adamanteus* à un groupe contenant les espèces *C. tigris, C. mitchelli, C. viridis* et *C. scutulatus*. Ce groupe est certes mal supporté (di = 2 ; bs = 56%), mais correspond exactement au groupe trouvé par Castoe et Parkinson (2006), supporté par une « bootstrap value » de 63% et une « posterior probability » de 100%. Cette dernière solution me paraît la plus probable, en ne rejetant bien sûr pas le fait que des études supplémentaires seront nécessaires pour s'en assurer.

Dans ce groupe, la paire *scutulatus/viridis* est toujours formée (y compris dans les analyses où cette paire ne fait pas partie du groupe précédent). Aucune autre relation n'est résolue par Castoe et Parkinson (2006), mais les espèces *C. tigris* et *C. mitchelli* sont assez bien liées l'une à l'autre dans l'étude de Murphy *et al.* (2002). Par ailleurs, les auteurs (Murphy *et al*., 2002) considèrent le taxon *angelensis*, sous-espèce de *C. mitchelli*, comme une espèce valide.

L'aire de répartition de *C. viridis* est très étendue et variée, du sud du Canada au nord du Mexique, et de l'Iowa à la côte pacifique. Tous les principaux types de végétation sont représentés. Cette espèce, communément considérée comme un complexe, présente de notables variations géographiques de morphologie, de préférence écologique et de comportement. La description de cette variabilité morphologique a conduit à la reconnaissance de 9 sous-espèces (voir par exemple Pook *et al*., 2000).

Un certain nombre d'études récentes s'est intéressé à ce complexe (notamment Pook *et al*., 2000 ; Ashton et de Queiroz, 2001 ; Douglas *et al*., 2002). Les résultats obtenus par Pook *et al*. (2000) les avaient conduit à reconnaître une classe occidentale regroupant la majorité des taxons (*C. v. oreganus, C. v. lutosus, C. v. abyssus, C. v. helleri, C. v. caliginis, C. v. concolor*), séparée de la classe orientale (*C. v. viridis, C. v. nuntius*) par la chaîne des montagnes Rocheuses, communément considérée comme une barrière phylogéographique efficace ; par ailleurs, la sous-espèce *C. v. cerberus* formait toujours une classe distincte. Les auteurs (Pook *et al*., 2000) se sont toutefois refusés à proposer des changements taxonomiques pour ce complexe.

Cette division basale est-ouest a été également reconnue par Ashton et de Queiroz (2001). Ceux-ci remarquent par ailleurs que le degré de divergence génétique observé entre ces populations (de 5.9%) est comparable au degré de divergence entre *C. scutulatus* et n'importe quel membre de ce complexe. S'appuyant sur la réalité des Rocheuses en tant que barrière phylogéographique, ces deux groupes est et ouest ont été élevés au rang d'espèces, soient respectivement *C. viridis* (*sensu stricto*) et *C. oreganus* (le taxon *oreganus* étant prioritaire sur tous les autres). Ces deux espèces diffèrent morphologiquement par la présence de taches dorsales subrectangulaires avec un bord blanc pour la première, de taches plus variables et uniquement bordées chez les jeunes de certaines populations pour la seconde. De plus, les bandes blanches pré- et post-oculaires s'étendent en largeur sur une seule rangée d'écailles chez la première, alors que les bandes pré-oculaires de la seconde s'étendent sur plusieurs rangées d'écailles, et que les bandes post-oculaires sont discrètes voire absentes. Les auteurs (Ashton et de Queiroz, 2001) ne statuent pas sur le sort des différentes sous-espèces de ces nouvelles espèces ; en particulier, la divergence de *cerberus* est confirmée, mais la sous-espèce est incluse à l'espèce *C. oreganus*.

Finalement, Douglas *et al*. (2002), confirmant la majorité des résultats précédents, choisissent de reconnaître 7 des 9 sous-espèces initiales comme des espèces valides : *C. viridis* (sous-espèce nominale), *C. cerberus, C. abyssus, C. concolor, C. helleri, C. lutosus* et *C. oreganus*. La sous-espèce *nuntius* est « synonymée » à *C. viridis* comme le pressentaient Pook *et al*. (2000) et Ashton et de Queiroz (2001) ; la sous-espèce insulaire *caliginis* (endémique de l'Isla Sur, dans l'archipel de los Coronados, au large du Mexique) présente trop peu de divergences génétiques avec *C. helleri* pour être considérée comme une espèce distincte.

Quand les relations sont résolues entre ces espèces, la divergence successive de *C. viridis, C. cerberus, C. oreganus, C. helleri, C. concolor, C. lutosus* et *C. abyssus*, dans cet ordre, est assez bien supportée (Ashton et de Queiroz, 2001 ; Douglas *et al*., 2002). Les limites entre ces espèces ne sont pas toujours très nettes, et plusieurs d'entre elles pourraient être polyphylétiques.

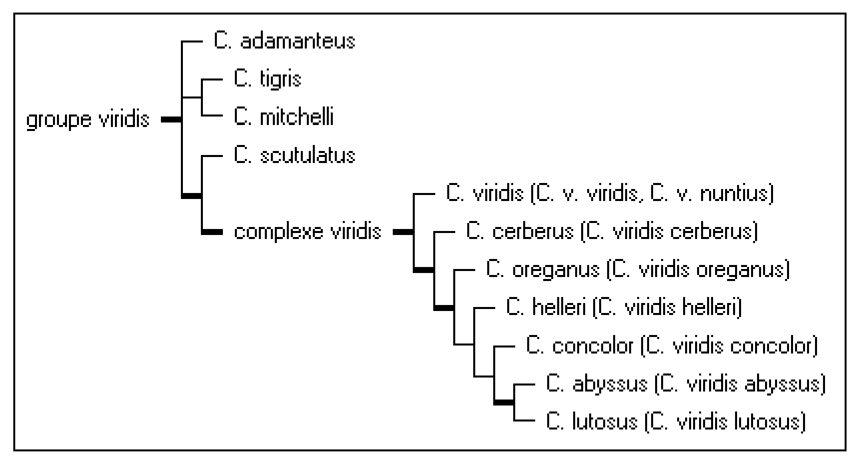


Figure 42. Phylogénie du groupe *viridis*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Dans ce groupe *viridis*, l'espèce *C. viridis* (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]), pour laquelle 9 sous-espèces étaient reconnues, a été scindée en 7 espèces, formant ainsi le complexe *viridis*. A l'exception des espèces *C. viridis* et *C. cerberus*, toutes ces espèces pourraient être polyphylétiques et être amenées à être redéfinies dans l'avenir. La sous-espèce *nuntius* a été « synonymée » à l'espèce nominale ; le statut de la sous-espèce *caliginis* est encore incertain. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-1-3-7 – Groupe *intermedius*

Un dernier groupe, plus petit, est constamment retrouvé, formé de trois espèces selon l'association (*pricei* (*intermedius, transversus*)). Seule une analyse de Murphy *et al.* (2002) intègre *C. willardi* au sein de ce groupe comme sœur de *C. pricei*. Cette relation n'est toutefois pas supportée par les indices statistiques, et les auteurs (Murphy *et al.*, 2002) n'en ont pas tenu compte dans leur arbre préféré. Les petits serpents montagnards constituant ce groupe ont une petite tête étroite et 21 rangées d'écailles dorsales à mi-longueur du corps (Alvarado-Diaz et Campbell, 2004)

L'espèce *C. tancitarensis* a été décrite tout récemment par Alvarado-Diaz et Campbell (2004). Elle a été identifiée au niveau du plateau mexicain, connu pour sa richesse en serpents à sonnettes, et d'ailleurs suggéré comme lieu d'origine de ce groupe. Les caractères physiques de cette espèce et son écologie la rapprochent du groupe *intermedius*. Elle se distingue de toutes les autres par la combinaison unique de 21 rangées d'écailles dorsales à mi-longueur du corps, un motif dorsal de 49-51 bandes transversales étroites, et un organe loréal plus large que haut et en contact avec les supralabiales. Sa position géographique isolée rend l'identification de sa parenté délicate ; sa couleur la rapproche de *C. transversus*. Se reporter à Alvarado-Diaz et Campbell (2004) pour de plus amples détails sur cette espèces.

III-2-2-1-3-8 – Autres espèces

Deux espèces n'ont pas encore été placées. Il s'agit de *C. horridus* et de *C. willardi*. Leurs relations sont extrêmement variables – en fait ne sont jamais identiques – nous les considèrerons comme non-résolues.

Comme *C. viridis* (*sensu lato*), l'espèce *C. horridus* a une large aire de répartition, comprenant la majeure partie des Etats-Unis et les régions adjacentes du Canada et de l'Ontario. Récemment, Clark *et al.* (2003) ont constaté la présence de trois populations génétiquement distinctes correspondant à la séparation de l'est du continent nord-américain par les Appalaches (même si la population présente à l'est de ces montagnes peut atteindre le front des Allegheny à travers le bassin du Potomac), la troisième population étant apparemment endémique du Missouri. Ces divisions génétiques ne correspondent pas aux sous-espèces actuellement reconnues (*C. h. horridus* et *C. h. atricaudatus*), ce qui rejoint plusieurs études (notamment Pook *et al.*, 2000) pour dire que les variations géographiques de couleur des crotales ne sont pas toujours le reflet de lignées évolutives indépendantes. Les auteurs (Clark *et al.*, 2003) n'ont toutefois proposé pour le moment aucune adaptation taxonomique.

L'ensemble des relations proposées ici pour la tribu des *Crotalini* est reportée dans l'arbre 7 figurant en annexe.

III-2-2-1-4 – Relations au sein des lignées bothropoïdes

Le genre *Bothrops*, tel qu'il était défini il y a encore une trentaine d'années, contenait les actuels genres *Bothrops, Atropoides, Bothriechis, Bothriopsis, Bothrocophias, Cerrophidion, Ophryacus* et *Porthidium*, formant ainsi une grande lignée bothropoïde (*sensu lato*). Les associations ont eu du mal à émerger au sein de cette lignée bothropoïde, mais toutes les études s'accordaient à la considérer comme polyphylétique, en particulier par la position du genre *Lachesis* (Werman, 1992 ; Kraus *et al*., 1996 ; Parkinson, 1999 ; Wüster *et al.* 2002a ; Parkinson *et al*., 2002 ; Malhotra et Thorpe, 2004a ; Castoe et Parkinson, 2006).

Deux lignées sont aujourd'hui largement reconnues : le complexe *Bothrops*, qui rassemble les genres *Bothrops, Bothriechis et Bothrocophias*, et le complexe *Porthidium*, avec les genres *Porthidium*, *Atropoides* et *Cerrophidion*. Par ailleurs, la position des genres *Bothriechis* et *Ophryacus* reste ambiguë. Ce dernier est ditypique (*O. melanurus* et *O. undulatus*), la phylogénie des autres genres est détaillée autant que possible dans les trois parties successives désignant ces assemblages.

III-2-2-1-4-1 – Genre *Bothriechis*

Le genre *Bothriechis*, tel qu'actuellement défini par l'EMBL Reptile Database ([D]), contient les huit espèces *aurifer, bicolor, lateralis, marchi, nigroviridis, rowleyi, schlegelii* et *thalassinus*. Toutes sont arboricoles, réparties depuis le sud du Mexique jusqu'au nord-ouest de l'Amérique du Sud (Taggart *et al*., 2001).

Une seule étude récente (Taggart *et al*., 2001) s'est intéressée spécifiquement à la phylogénie de ce genre, à la monophylie par ailleurs globalement bien reconnue (Werman, 1992 ; Gutberlet, 1998 ; Parkinson *et al*., 2002 ; Castoe *et al*, 2005 ; Castoe et Parkinson, 2006), seulement contredite par Parkinson (1999) dans une étude que l'auteur reconnaît n'apporter que peu de renseignements phylogénétiques. Une partie des conclusions de cette étude (Taggart *et al*., 2001) sont retrouvées par Castoe et Parkinson (2006), seule autre étude à avoir intégré toutes les espèces du genre.

Les deux études (Taggart *et al*., 2001 ; Castoe et Parkinson, 2006) supportent très largement la position basale de *B. schlegelii*. Puis *B. nigroviridis* et *B. lateralis* se détachent successivement dans les deux analyses MP et BI de Castoe et Parkinson (2006) ainsi que dans la troisième analyse de Taggart *et al.* (2001) ; ces deux taxons sont frères l'un de l'autre, dans les deux premières analyses de Taggart *et al.* (2001) qui, compte tenu du faible nombre d'OTUs, peuvent être considérées comme une seule et même analyse.

Castoe et Parkinson (2006) considèrent pour les taxons restants l'arrangement (*bicolor* ((*thalassinus, marchi*) (*aurifer, rowleyi*))), se rapprochant du résultat de la troisième étude de Taggart *et al.* (2001) qui propose ((*bicolor, marchi*) (*aurifer, rowleyi*)), en considérant que cette étude n'a pas inclus l'espèce *B. thalassinus* ; au contraire, les deux premières analyses de Taggart *et al*. (2001) favorisent le groupement de *bicolor* avec *aurifer*, et de *rowleyi* avec *marchi*.

Les auteurs (Taggart *et al*., 2001) précisent que les différences de leurs résultats avec ceux d'études précédentes, incluant une ancienne étude morphologique et allozymique (Crother *et al*., 1992) qui s'accorde plus sur la phylogénie proposée par Castoe et Parkinson (2006), peut s'expliquer par une dissociation des arbres spécifiques et génétiques (cf. partie I-

3-1-2). En particulier, l'utilisation d'un seul fragment d'ADN mitochondrial (codant pour l'ARN 12S), dont on sait qu'ils représentent une « histoire génétique » particulière pourrait expliquer ces différences, expliquant du même coup pourquoi Parkinson (1999) trouvait ce genre polyphylétique. La cohérence des résultats de Castoe et Parkinson (2006), qui n'utilisent pourtant que des gènes mitochondriaux dans leur étude, pourrait alors s'expliquer par la meilleure représentativité de leur « ingroup » (contenant toutes les espèces reconnues) et de leurs gènes (12S, 16S, *cyt b*, ND4).

Signalons que Solarzano *et al*. (1998) considèrent le taxon *supraciliaris* comme une espèce valide, indépendamment de *Bothriechis schlegelii*. Il en diffère par une coloration dominée par un fond uniforme avec des motifs dorsaux polymorphiques, et par un plus faible comptage d'écailles ventrales et caudales. *B. schlegelii* est connu pour la grande variation de sa coloration le long de son aire de répartition, très large. Les spécimens de la Costa Brus (dans le sud ouest du Costa Rica) présentent quand même une différence de coloration notable et constante avec les spécimens du reste du pays. *B. supraciliaris* est confirmée comme sœur de *B. schlegelii* dans l'étude de Castoe et Parkinson (2006).

Par ailleurs, dans leur description de l'espèce *B. thalassinus*, Campbell et Smith (2000) la rapprochaient de *B. bicolor*, information difficile à relier aux études moléculaires (se référer à l'article correspondant pour les détails morphologiques concernant la diagnose de cette espèce). Ces relations sont présentées dans la figure 43.

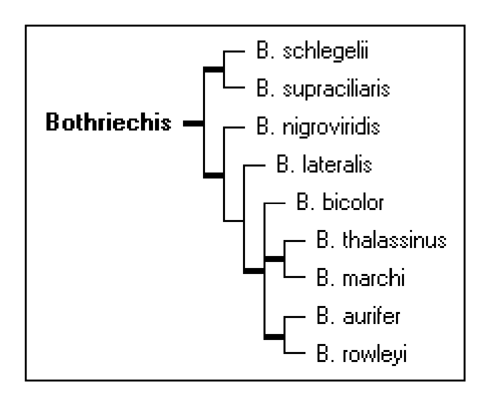


Figure 43. Phylogénie du genre *Bothriechis*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-1-4-2 – Complexe *Porthidium* (arbre 8)

Un ensemble de serpents d'Amérique Centrale se détache du reste de la lignée bothropoïde, plus densément représentée en Amérique du Sud. Cet ensemble a été initialement formé par 9 espèces amputées au genre *Bothrops* (*sensu lato*) et incluses dans le nouveau genre *Porthidium* : *barbouri*, *godmani, hyoprora, lansbergii, melanurum, nasutum, nummifer, ophryomegas, picadoi*. Ce genre a été secondairement séparé car paraphylétique, avec la création du genre *Atropoides* rassemblant les espèces *picadoi* (espèce type), *nummifer* et *olmec* (Werman, 1992). La même année, les espèces *barbouri, godmani* et *tzotzilorum* sont déplacées vers le nouveau genre *Cerrophidion* (bibliographie résumée par Castoe *et al*., 2003).

Plus tard, le rapprochement de *Porthidium melanurum* et d'*Ophryacus undulatus* (genre alors monotypique), supporté par quatre synapomorphies (écailles tuberculées en

région pariétale ; calices sur la face latérale des hémipénis s'étendant au niveau de la fourche ; réduction du processus choanal du palatin ; os supratemporal fin, avec une surface dorsale lisse) et par douze autres caractères, conduit Gutberlet (1998) à déplacer l'espèce *melanurum* vers le genre *Ophryacus*. Enfin, Gutberlet et Campbell (2001) incorporent au nouveau genre *Bothrocophias* l'espèce *hyoprora*.

Après tous ces changements taxonomiques (et d'autres découvertes ou scissions d'espèces), le complexe *Porthidium*, tel qu'actuellement défini par l'EMBL Reptile Database ([D]), ce compose de 15 espèces réparties dans les trois genres *Porthidium* (8 espèces), *Atropoides* (3 espèces) et *Cerrophidion* (4 espèces).

III-2-2-1-4-2-1 – Genre *Atropoides*

Les serpents du genre *Atropoides* habitent en général les forêts tropicales humides d'altitude d'Amérique Centrale, dans une moindre mesure les forêts de basse altitude. *A. olmec* a la plus petite aire de répartition, trouvée uniquement dans la Sierra de Los Tuxtlas, au sud de l'état de Veracruz, Mexique. *A. picadoi* est présente à des altitudes faibles à moyennes, au Costa Rica et dans l'ouest de Panama. *A. nummifer* a une répartition très vaste, de San Luis Potosí, Mexique, au centre de Panama. Trois sous-espèces lui sont en général reconnues (*nummifer, occiduus, mexicanus*) (Castoe *et al*., 2003).

Cette espèce *A. nummifer* est en réalité paraphylétique (par la position d'*A. olmec*, insérée entre *A. n. occiduus*, basale, et la paire *A. n. mexicanus* et *A. n. nummifer*) et présente de très fortes hétérogénéités intra-spécifiques (divergences comprises entre 6.5 et 12.5%, comparables aux divergences identifiées entre les quatre espèces de *Porthidium* de cette même étude ; Castoe *et al*., 2003). Ceci a conduit les auteurs (Castoe *et al*., 2003) à proposer l'élévation de ces sous-espèces au rang d'espèces (même s'ils n'ont pas formellement pratiqué ce changement taxonomique), d'autant plus que les aires de répartition de ces sous-espèces semblent être disjointes. Par ailleurs, *A. picadoi* est nettement détaché du reste du genre, rapproché en position basale du genre *Porthidium* ; les auteurs (Castoe *et al*., 2003) précisent toutefois qu'un arbre contraint à respecter la monophylie du genre *Atropoides* n'est pas significativement plus long que l'arbre MP.

L'étude de Castoe *et al*. (2005), qui considère les taxons *picadoi* et *mexicanus* comme des espèces, supporte la position basale de *A. picadoi* et la phylogénie proposée par l'étude précédente, mais maintient la monophylie du genre *Atropoides*. Dans le groupe *nummifer*, *A. occiduus* est basale, formée de deux populations divergentes (Honduras et Guatemala) qui pourraient se révéler être des espèces à part entière (divergence génétique de l'ordre de 5.7%). *A. mexicanus* apparaît soit comme sœur d'*A. olmec* (rassemblées par la présence d'au moins deux lignes sous-fovéales) ou d'*A. nummifer* (ces trois espèces ayant des écailles naso-rostrales, absentes des autres espèces du genre) (Castoe *et al*., 2005).

Enfin, Castoe et Parkinson (2006) supportent la paraphylie de *A. picadoi*, basale des deux autres genres du complexe ; la phylogénie du genre est par ailleurs cohérente avec les deux autres études, *A. mexicanus* étant sœur de *A. nummifer*.

L'ensemble des relations ainsi énoncées pour le genre Atropoides est présenté dans la figure 44.

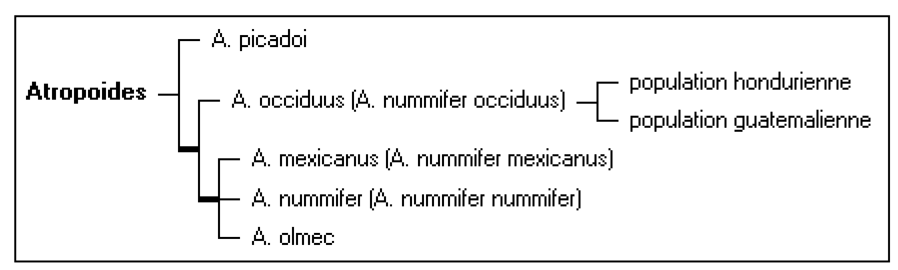


Figure 44. Phylogénie du genre *Atropoides*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Les taxons *occiduus, mexicanus* et *numifer* ont été élevés du rang de sous-espèces d'*Atropoides nummifer* à celui d'espèce. *Atropoides occiduus* pourrait être ditypique, et *A. picadoi* pourrait rendre le genre diphylétique. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-1-4-2-2 – Genre *Porthidium*

Le genre *Porthidium* est le plus gros du complexe à qui il a donné son nom, abritant 8 espèces hantant les étages inférieurs des forêts tropicales et sub-tropicales d'Amérique Centrale et du nord de l'Amérique du Sud, à savoir les espèces *dunni, lansbergii* (dont la sous-espèce *arcosae* est souvent considérée comme une espèce), *nasutum, ophryomegas, porrasi, volcanicum* et *yucatanicum*. La monophylie du genre, à l'exclusion des espèces *hyoprora* (*Bothrocophias*) et *melanurum* (*Ophryacus*), est supportée par toutes les études moléculaires (Werman, 1992 ; Kraus *et al*., 1996 ; Parkinson, 1999 ; Wüster *et al*., 2002a ; Parkinson *et al*., 2002 ; Lamar et Sasa, 2003 ; Castoe *et al*., 2003, 2005 ; Castoe et Parkinson, 2006) ainsi que par les études morphologiques (faible nombre d'écailles jugulaires entre le bouclier mental et la première écaille ventrale, une papille apicale sur chaque lobe des hémipénis, une bande médiane dorsale orange, et un processus choanal de l'os palatin placé en position antérieure ; Gutberlet et Harvey, 2002).

Castoe *et al*. (2005) sont les seuls à avoir inclus une liste presque exhaustive de représentants de ce genre. La phylogénie qu'ils proposent est particulièrement bien soutenue. Les espèces *P. dunni* et *P. ophryomegas* se détachent ensemble en position basale : ceux-ci sont restreints aux habitats secs tropicaux et sub-tropicaux, comme l'est l'espèce non étudiée *P. hespere*, plus proche géographiquement de *P. dunni*. Toutes les espèces sont fortement supportées comme monophylétiques (seul un représentant de *P. arcosae* a été inclus), à l'exception de *P. nasutum*, dont les populations sud-américaines (Equateur) sont sœurs de *P. arcosae* ou de la paire *arcosae/lansbergii*, et les populations d'Amérique Centrale sont sœurs de la classe formée par les espèces *porrasi*, *lansbergii, arcosae* et *nasutum* (Castoe *et al*., 2005). Le rapprochement de *P. porrasi* et de *P. nasutum* avait été constaté lors de la description de l'espèce (Lamar et Sasa, 2003). *P. volcanicum* n'a pas été étudiée, mais les auteurs précisent qu'elle est sûrement sœur de *P. lansbergii*.

La phylogénie du genre *Porthidium* est présentée en figure 45. Celle-ci est cohérente avec celles de Lamar et Sasa (2003) et de Castoe et Parkinson (2006), qui n'intègrent toutefois que 4 et 5 espèces, respectivement.

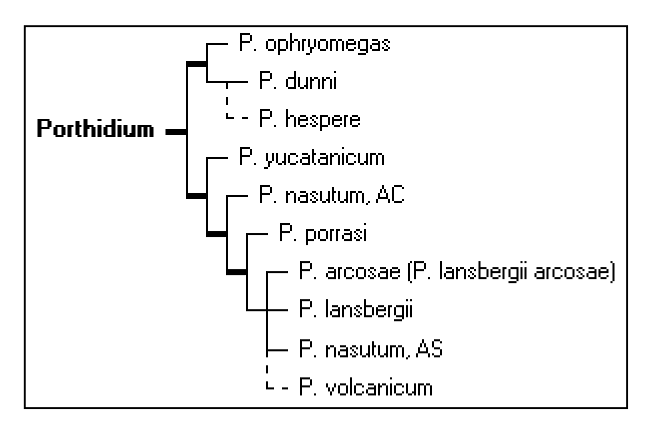


Figure 45. Phylogénie du genre *Porthidium*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. L'espèce *Porthidium nasutum* est sûrement diphylétique, la population équatorienne étant nettement détachée des populations d'Amérique du Sud. Le placement des espèces *P. hespere* et *P. volcanicum*, non-étudiées, n'est qu'hypothétique (traits pointillés). Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-1-4-2-3 – Genre *Cerrophidion*

Le genre *Cerrophidion* n'est composé que des quatre espèces *barbouri, godmani*, *petlalcalensis* et *tzotzilorum*, serpents de taille moyenne habitant l'étage moyen à supérieur de l'habitat subtropical d'Amérique Centrale. De ces quatre espèces, seule *C. godmani* n'occupe pas une aire de répartition restreinte à une zone géographique réduite au Mexique.

Encore une fois, seule l'étude de Castoe *et al*. (2005) a intégré trois des quatre espèces du genre (à l'exclusion de *C. barbouri*) afin d'en percer la phylogénie. Le support pour la monophylie du genre était maximal, et *C. godmani* se détachait de la classe regroupant les taxons mexicains. Cette espèce est répandue depuis le sud du Mexique jusqu'au nord du Panama. Ses populations sont réparties en groupes distincts (séparés par des montagnes), ce qui explique sûrement que la monophylie de l'espèce ne soit que faiblement supportée (entre 43 et 64%). Cette étude (Castoe *et al.,* 2005) supporte la séparation de cette espèce en différentes lignées, qui correspondent à ces différents îlots de population (Mexique et Guatemala ; Honduras ; Costa Rica, sœur de la précédente). Non étudiée ici, l'espèce *C. barbouri* partage des caractères morphologiques qui pourraient en faire le taxon sœur de *C. petlalcalensis*. Ces relations sont reportées dans le figure 46.

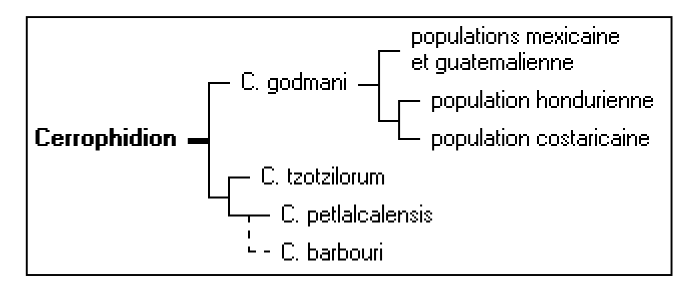


Figure 46. Phylogénie du genre *Cerrophidion*. Seul le genre est considéré comme bien supporté, une seule étude (Castoe *et al*., 2005) en ayant étudié la phylogénie. Toutefois, le résultat de cette étude présenté ici était parfaitement supporté statistiquement. Le placement de l'espèce *C. barbouri*, non étudiée, n'est qu'hypothétique.

III-2-2-1-4-2-4 – Relations entre ces genres

A quelques exceptions près, la monophylie du complexe *Porthidium* est bien admise (cf. partie III-2-2-1-1-1-2). Les relations qui unissent les trois genres qui le composent sont toutefois plus obscures, les genres *Atropoides* (Kraus *et al.*, 1996 ; Parkinson, 1999) et *Porthidium* (Parkinson *et al.*, 2002) ayant été proposés pour occuper la place basale. Les études incorporant un grand nombre de taxons de ce complexe privilégient toutefois la première solution (Castoe *et al.*, 2003, même si certaines analyses supportent très faiblement le contraire ; Castoe *et al.*, 2005 ; Castoe et Parkinson, 2006). Cette position basale du genre *Atropoides* me semble également la plus probable puisque, quand elle est proposée, sa position dérivée est très faiblement supportée, alors que ces trois études supportent à hauteur de 70-80% sa position basale. Le genre *Cerrophidion* occupe en revanche toujours une position dérivée.

Castoe et Parkinson (2006) font remarquer que les entre-nœuds sont très courts dans toutes les études, suggérant une radiation rapide de ces trois genres à partir d'un ancêtre commun, ce qui expliquerait la difficulté de résoudre les relations de ce complexe.

L'ensemble des relations décrivant la phylogénie du complexe *Porthidium* est représenté dans l'arbre 8 figurant en annexe.

III-2-2-1-4-3 – Complexe *Bothrops* (arbre 9)

Le complexe *Bothrops* regroupe un grand nombre d'espèces de crotales sud-américains répartis dans trois genres très inégaux : *Bothrocophias* (4 espèces : *Bc. campbelli, Bc. hyoprorus* – et non pas *Bc. hyoprora* comme l'indique l'EMBL Reptile Database, ce genre étant masculin – *Bc. microphthalmus, Bc. myersi* ; voir notamment Gutberlet et Campbell, 2001 pour la définition du genre *Bothrocophias* et de la nouvelle espèce *Bc. myersi*), *Bothriopsis* (7 espèces : *Bi. bilineata, Bi. medusa, Bi. oligolepis, Bi. peruviana, Bi. pulchra, Bi. punctata, Bi. taeniata*) et le genre *Bothrops* qui, bien qu'amputé par rapport à sa première définition par la création de 7 genres, abrite encore 31 espèces. Ces espèces sont très variablement étudiées. En particulier, les espèces *alcatraz, andianus, barnetti, colombianus, iglesiasi, lojanus, muriciensis, pirajai, sanctaecrucis* et *venezuelensis* n'ont été trouvées dans aucune analyse phylogénétique.

Ces serpents représentent un ensemble très varié : taille maximale entre 45 et 300 cm, corps fin (*Bothrops taeniatus*) ou large (*Bothrocophias hyoprora*), macrohabitat (des déserts aux forêts de montagne) et microhabitat (de sous-terrain à arboricole) très variables, régime alimentaire (parfois hautement spécialisé). Ce complexe *Bothrops* partage le continent sud-américain avec les genres *Bothriechis* (dont seule l'espèce *B. schlegelii* déborde hors de l'Amérique Centrale), *Porthidium* (*P. lansbergii* et *P. nasutum* débordant en Equateur et au Venezuela), *Lachesis* (*Lachesis muta* est largement répandue en Amérique du Sud) et *Crotalus* (représenté uniquement sur ce continent par certaines sous-espèces de *Crotalus durissus*, récemment « synonymées » à *C. d. terrificus* ; voir III-2-2-1-3-4).

Toutefois, la majorité des crotales du continent appartient au genre *Bothrops*. Il est présent partout sauf dans le sud-ouest de l'Amérique du Sud, sur les plus hautes cimes des Andes, et en Patagonie (à l'extrême sud du continent) ; 3 espèces sont endémiques d'îles (*B. caribbaeus*, Sta. Lucia ; *B. insularis*, Queimada Grande ; *B. lanceolatus*, Martinique) (Marques *et al.*, 2002).

Un certain nombre d'études a tenté de résoudre la phylogénie des serpents restants. Quand l'« ingroup » permet de le montrer, toutes placent le genre *Bothrocophias* en position basale (Kraus *et al*., 1996 ; Parkinson, 1999 ; Wüster *et al*., 2002a ; Parkinson *et al*., 2002 ; Castoe et Parkinson*,* 2006) et le genre *Bothriopsis* au sein du genre *Bothrops* (Parkinson, 1999 ; Castoe et Parkinson, 2006). .

Cette intégration du genre *Bothriopsis* au sein du genre *Bothrops* a été constatée à plusieurs reprises, mais encore aucune étude n'a proposé formellement une révision taxonomique. Tout l'enjeu est de savoir si le genre *Bothrops* est paraphylétique – c'est-à-dire qu'il faut lui « synonymer » le genre *Bothriopsis* comme synonyme junior – ou polyphylétique, ce qui reviendrait à conserver le genre *Bothriopsis* et à séparer le genre *Bothrops* en un certain nombre de genres monophylétiques (pour rappel sur la définition exacte de ces deux termes, se référer à la partie I-1-3). Cette dernière solution serait plus dans la tendance actuelle de séparer les complexes, et serait plus cohérente avec la grande diversité écologique et morphologique de ce genre (voir notamment la discussion de Castoe et Parkinson, 2006). Je respecte toutefois le choix de tous ces auteurs, et continue à reconnaître un genre *Bothrops* para/polyphylétique.

III-2-2-1-4-3-1 – Groupes *alternatus, neuwiedi, atrox*

L'étude la plus complète menée sur ces crotales sud-américains a été réalisée par Wüster *et al*. (2002a). Cette étude identifie trois groupes principaux : le premier (« groupe *alternatus* ») rassemble les espèces *alternatus, cotiara, fonsecai* et *itapetiningae*, ces serpents ayant une écaille lacunolabiale divisée, contrairement à tous les autres serpents du genre (Salamão *et al*., 1997, 1999) ; le deuxième (« groupe *neuwiedi* ») est composé des espèces *eythromelas, insularis , jararaca* et *neuwiedi* ; le dernier, le plus grand (« groupe *atrox* »), contient les espèces *asper, atrox, caribbaeus, colombiensis, isabelae, lanceolatus, leucurus, marajoensis, moojeni* et *pradoi*. Ces groupes se succèdent dans cet ordre.

Ce résultat est retrouvé dans des termes strictement identiques, même si les « ingroups » sont beaucoup moins complets, dans toutes les études incorporant des représentants de ces trois groupes (Salamão *et al*., 1997, 1999 ; Wüster *et al*., 2002b ; Parkinson *et al.*, 2002 ; Castoe et Parkinson, 2006).

Dans le groupe *alternatus*, les espèces *B. fonsecai* et *B. cotiara*, très proches morphologiquement (Salamão *et al*., 1999), sont sœurs (Salamão *et a*l., 1999 ; Wüster *et al*., 2002a). L'espèce *B. itapetiningae* n'a été incluse que dans l'étude de Wüster *et al*. (2002a) et est sœur de *B. alternatus*. Enfin, Parkinson *et al*. (2002) et Castoe et Parkinson (2006) placent *B. ammodytoides* dans ce groupe comme basale des deux espèces *cotiara* et *alternatus*.

Seule l'étude de Wüster *et al*. (2002a) incorpore plus de deux représentants du groupe *neuwiedi*, la phylogénie proposée s'appuie donc sur celle trouvée par cette étude, à savoir ((*neuwiedi, erythromelas*) (*jararaca, insularis*)). Par ailleurs, Castoe et Parkinson (2006) reconnaissent le taxon *diporus* comme une espèce valide, sœur de *B. erythromelas*. Dans leur description de la nouvelle espèce *Bothrops alcatraz*, distinguable des populations de l'île de Queimada Grande (*B. insularis*) et des populations continentales (*B. jararaca*), Marques *et al.* (2002) ne précisent pas de laquelle de ces deux espèces elle est la plus proche.

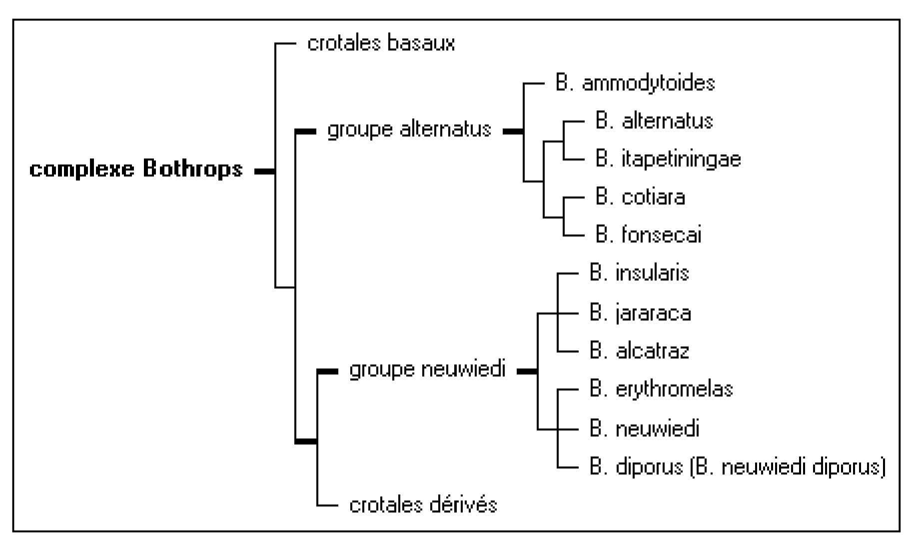


Figure 47. Phylogénie des groupes *alternatus* et *neuwiedi*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Les crotales basaux et dérivés n'ont volontairment pas été reportés dans cet arbre, leurs phylogénie étant vue dans les parties suivantes. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-1-4-3-2 – Genre *Bothriopsis*, groupe *jararacussu*

Initialement, le genre *Bothriopsis* a été créé sur la base d'homologies morphologiques le distinguant du reste du genre *Bothrops*. Toutefois, chaque fois qu'il est intégré à une étude moléculaire, il se niche profondément au cœur de ce genre, plus précisément entre les groupes *neuwiedi* et *atrox* (Salamão *et al*., 1997, 1999 ; Wüster *et al*., 2002b ; Parkinson *et al*., 2002 ; Castoe et parkinson, 2006). Précisons que Parkinson *et al*. (2002), dans une de leurs constructions, placent le genre *Bothriopsis* entre les premier et deuxième groupes, et que ces relations ne sont pas résolues dans une autre.

Les espèces *Bothrops jararacussu* et *Bothrops brazili* forment un quatrième groupe dont les relations avec le genre *Bothriopsis* sont assez marquées : cette paire est sœur de l'ensemble *Bothriopsis*/groupe *atrox* dans l'étude de Salamão *et al*. (1999) et de *Bothriopsis punctata*/groupe *atrox* dans une des constructions de Wüster *et al*. (2002b) ainsi que dans la grande étude de Wüster *et al*. (2002a) (dans ces deux études, le genre *Bothriopsis* est polyphylétique, *Bi. punctata* se détachant des autres) ; *B. jararacussu* est placée en trichotomie avec *Bi. taeniata* et le reste du groupe *atrox* dans l'étude de Salamão *et al*. (1997), et est nettement basale des membres du groupe *atrox* dans l'étude de Wüster *et al*. (1997b) dans laquelle le genre *Bothriopsis* n'a pas été intégré. L'inclusion de ce taxon (ou de cette paire) à la base du groupe *atrox*, à l'exclusion du genre *Bothriopsis*, n'est finalement supportée que par Parkinson *et al*. (2002) et Castoe et Parkinson (2006), dans lesquelles l'espèce *Bothriopsis punctata* n'a pas été intégrée, et par une des deux constructions de Wüster *et al*. ([2002]).

Le rapprochement de ces deux espèces *jararacussu* et *brazili* est cohérent avec le fait qu'il s'agit de deux espèces morphologiquement proches, terrestres, avec un corps moyennement massif, une tête large, 8 écailles supralabiales, et une spécialisation pour l'habitat forestier. Cette paire est bien distincte morphologiquement du complexe *atrox*, composé de serpents plus fins, avec une petite tête et 7 supralabiales (Salamão *et al.,* 1999).

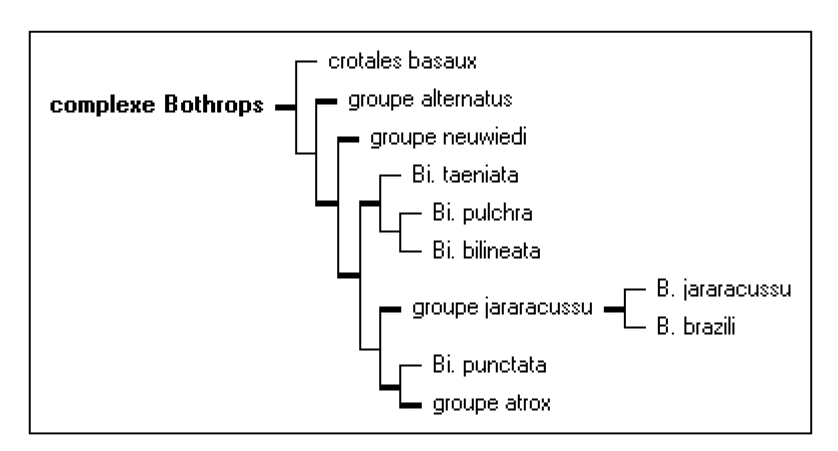


Figure 48. Situation du genre *Bothriopsis* et du groupe *jararacussu*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Le genre *Bothriopsis* (abréviation Bi.) est inclus profondément au sein du genre *Bothrops* (groupes *alternatus, neuwiedi, jararacussu, atrox*) et est rendu polyphylétique par la position de *Bi. punctata*. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

Je me suis refusé en rédigeant cette thèse à proposer moi-même des changements taxonomiques. Je tiens tout de même à faire remarquer que, si l'on intégrait l'espèce *punctata* au genre *Bothrops*, l'ensemble formé par le groupe *atrox* et les espèces *punctata*, *brazili* et *jararacussu* devient monophylétique ; ceci permettrait alors de conserver le nom de genre *Bothrops* pour ce groupe, qui deviendrait frère d'un genre *Bothriopsis* également devenu monophylétique, ce qui donnerait lieu à l'identification des deux premiers groupes comme deux nouveaux genres (cf. figure 48).

III-2-2-1-4-3-3 – Relations basales du complexe

Les relations basales au sein du complexe n'ont pas encore été discutées. En particulier, le genre *Bothrocophias* apparaît polyphylétique par la position de *Bc. campbelli* détaché de la paire *Bc. hyoprorus* et *Bc. microphthalmus* (Wüster *et al.*, 2002a). La relation de parenté entre ces deux dernières espèces est fortement supportée par l'absence d'écaille lacunolabiale (c'est-à-dire que l'écaille prélacunale et la deuxième supralabiale ne sont pas fusionnées) et par des écailles dites canthorostrales, petites écailles séparant l'écaille rostrale des internasales et des canthales, qui n'ont leur équivalent chez aucune autre espèce connue de crotale du Nouveau Monde ; *Bothrocophias myersi*, comme *Bc. campbelli*, présentent deux écailles lacunolabiales (Gutberlet et Campbell, 2001).

Cette polyphylie du genre *Bothrocophias* ne s'accorde pas avec leur bonne conservation morphologique : les synapomorphies du genre sont la présence de points blancs distinctifs sur l'écaille gulaire et sur les écailles infralabiales, et les écailles crêtées et tuberculées sur la portion caudale du dorsum ; de plus, les espèces de ce genre n'ont pas les écailles intersupraoculaires en quille, ce qui est inhabituel ; de nombreux spécimens de *Bc. hyoprorus* et *Bc. microphthalmus*) ont des écailles canthorostrales (non examinées chez *Bc. campbelli* et *Bc. myersi*) (Gutberlet et Harvey, 2002).

Par ailleurs, l'espèce *Bothrops pictus* se détache ensuite comme sœur du reste du genre (incluant le genre *Bothriopsis*). Il est regrettable que ces deux espèces *Bc. campbelli* et *B. pictus* ne soient présentes que dans cette étude (Wüster *et al.*, 2002a). Car si ces relations sont confirmées, cela signifierait qu'il faudrait créer deux genres de plus, monotypiques, pour pouvoir séparer le complexe *Bothrops* en genres monophylétiques (un moyen plus « simple »

serait de réintroduire l'espèce *campbelli* et le genre *Bothriopsis* au sein du genre *Bothrops*, perdant ainsi les informations correspondantes sur la diversité de ce complexe).

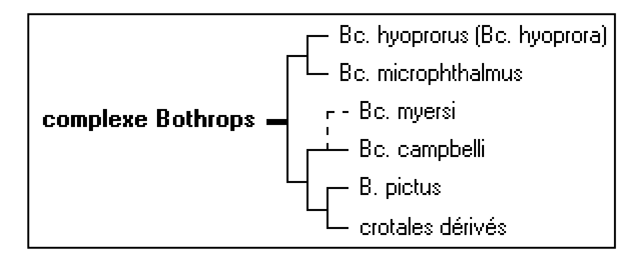


Figure 49. Relations basales au sein du complexe *Bothrops*. Le genre *Bothrocophias* (abréviation Bc.) est rendu polyphylétique par la position de *Bc. campbelli*, à laquelle est peut-être rattachée l'espèce *Bc. myersi*. De plus, la position isolée de *Bothrops pictus* à la base du genre (incluant *Bothriopsis*) complique encore la taxonomie de ce complexe. L'espèce *Bc.* « *hyoprora* » doit être corrigée en *Bc. hyoprorus*. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-1-4-3-3 – Relations au sein du groupe atrox

Wüster *et al.* (2002a) ont montré que la position basale au sein du groupe atrox était occupée par les espèces centraméricaines : les deux espèces antillaises *Bothrops caribbaeus* et *B. lanceolatus* (respectivement endémiques des îles de Sta. Lucia et de la Martinique ; Marques *et al.*, 2002) sont sœurs de tous les autres serpents du groupe ; puis *Bothrops asper*, continentale mais également centraméricaine, se détache.

Cette position basale au sein du complexe *atrox* de *caribbaeus/lanceolatus* puis de *Bothrops asper* est retrouvée dans toutes les autres études qui les incorporent (Wüster *et al.*, 1997b, 1999, 2002b ; Salamão *et al.*, 1999), y compris dans l'analyse de Wüster *et al.* (2002b) où le groupe *jararacussu* est intégré à la base du groupe *atrox*, les relations étant alors désignées par la formule (groupe *jararacussu* ((*lanceolatus*, *caribbaeus*) (*asper* (reste du groupe *atrox*)))).

La validité de ces deux espèces antillaises vis à vis de leur homologue continentale (*B. asper*) a plusieurs fois été soulevée. Wüster *et al.* (2002b) ont montré que ces deux espèces formaient bien des ensembles monophylétiques, avec des divergences génétiques marquées par rapport à *B. asper* (de l'ordre de 5.9%) et entre elles (4.3%), cohérente avec leur reconnaissance en tant qu'espèces. Par ailleurs, *B. caribbaeus* peut se distinguer de la plupart des espèces du complexe par le comptage des écailles ventrales et dorsales, et *B. lanceolatus* a un comptage supérieur à presque toutes les populations du complexe *jararacussu-atrox* (Wüster *et al.*, 2002b). Une étude plus récente (Wüster *et al.*, 2005a) remettrait à nouveau cette validité en cause : les principales distinctions morphologiques entre *B. jararaca* et *B. insularis* résulteraient plus d'une adaptation à l'insularité de ce dernier ; des analyses phylogénétiques montrent que le taxon *insularis* est niché au milieu des populations septentrionales de *B. jararaca*. Les auteurs se refusent toutefois à une quelconque conclusion taxonomique.

Le groupe restant correspond à un groupe monophylétique sud américain limité à l'est des Andes (Wüster *et al.*, 1999). Les relations au sein de ce groupe restant sont beaucoup moins bien résolues, notamment en raison du fait que les divergences génétiques sont faibles entre ces espèces (entre 2.6 et 3.6% ; Wüster *et al.*, 1999). *Bothrops atrox* apparaît assez nettement polyphylétique (Wüster *et al.*, 1997b, 1999, 2002b ; Salamão *et al.*, 1999).

En réalité, les espèces conventionnellement reconnues morphologiquement ne correspondent pas aux groupes génétiques obtenus dans les études moléculaires, comme constaté par Wüster *et al.* (1997b, 1999). En particulier, les deux phénotypes principaux observés en Amérique du sud (le type *atrox* et le type *moojeni*) ne collent que partiellement aux groupes génétiques (Wüster *et al.*, 1997b, 1999). Toutefois, Wüster *et al.* (1999) remarquent que, à l'exception du rapprochement des populations de la côte atlantique du Brésil et celles de Acre, séparées par plusieurs milliers de km et par certaines populations non incluses dans ce groupe, tous les groupes génétiques identifiés ont une réalité géographique.

Puorto *et al.* (2001) dans une étude à la fois moléculaire et génétique, confirment qu'aucun caractère unique ne permet de différencier les deux populations ou les groupes de populations de ce complexe. Bien que l'analyse génétique distingue assez clairement deux populations, le support pour la majeure partie des structures phylogénétiques internes de ce complexe sont en général faibles, et la séparation géographique entre les deux populations identifiées génétiquement est incomplète. Tout ceci conduit les auteurs (Puorto *et al.*, 2001) à « synonymer » *B. pradoi* comme synonyme junior de *B. leucurus*. Comme l'avaient annoncé Frost et Hillis (1990) dans la partie I-2-2-3, ces complexes d'espèces donnent effectivement du fil à retordre aux phylogénéticiens.

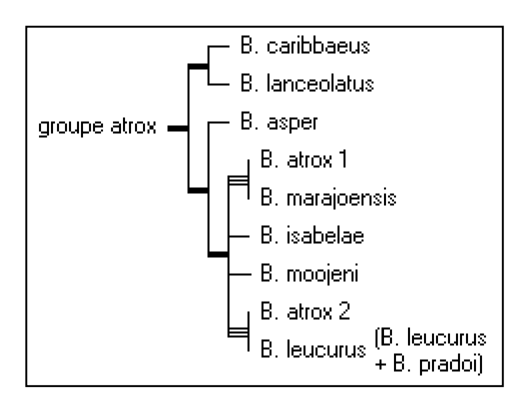


Figure 50. Phylogénie du groupe *atrox*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Les espèces centraméricaines (*B. caribbaeus, B. lanceolatus, B. asper*) sont situées à la base de ce groupe, faisant un sous-groupe de crotales d'Amérique du Sud monophylétique. Les relations n'y sont pas résolues, et les limites entre les espèces sont floues, notamment par l'espèce nominale de ce groupe. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

En guise de conclusion à cette grosse partie traitant des *Crotalinae*, le mieux est de se reporter aux arbres 5 à 9 figurant en annexe de ce travail, et plus particulièrement à la légende qui les accompagne, insistant sur les changements taxonomiques par rapport à la nomenclature de l'EMBL Reptile Database ([D]).

III-2-2-2 – Sous-famille des *Viperinae*

La sous-famille des *Viperinae*, bien que nominale de sa famille, est à la fois moins diversifiée et moins étudiée que celle des *Crotalinae*. Il a été dit en introduction de cette partie des *Viperidae* (partie III-2-2) que le genre *Causus* avait une position encore incertaine, considéré par certains aspects comme basal de la sous-famille, par d'autres comme un groupe dérivé de vipères. Dans la suite de cette partie, nous ne parlerons que des 12 autres genres reconnus par l'EMBL Reptile Database, que sont les genres *Adenorhinos, Atheris, Bitis, Cerastes, Daboia, Echis, Eristocophis, Macrovipera, Montatheris, Proatheris, Pseudocerastes* et *Vipera*. Ces 12 genres recouvrent 80 espèces.

III-2-2-2-1 – Relations supérieures au sein des *Viperinae* (arbre 10)

La sous-famille des *Viperinae*, à l'instar de celle des *Crotalinae*, a subi récemment un certain nombre de changements taxonomiques, avec la création de genres (notamment *Adenorhinos, Montatheris, Proatheris*, et d'autres non encore reconnus par l'EMBL Reptile Database, [D]) et des déplacements d'espèces.

Il semble quand même, malgré ces remaniements taxonomiques, que l'on reconnaisse à la sous-famille deux grands ensembles : un groupe formé des espèces dites eurasiennes, somme des vipères paléoarctiques (genres *Vipera, Macrovipera, Pseudocerastes, Eristocophis*) et du genre *Daboia* étendu jusqu'au sud-est asiatique ; et un groupe éthiopien (genres *Bitis, Atheris, Proatheris, Montatheris, Adenorhinos*), laissant de côté les genres *Cerastes* et *Echis*, intermédiaires morphologiquement et géographiquement (Ineich, 1995).

Plusieurs critères morphologiques supportent cette distinction : le groupe formé par les genres *Bitis*, *Cerastes*, *Echis*, *Adenorhinos* et *Atheris* (*sensu lato*) partage comme synapomorphie une tête large du muscle rétracteur du ptérygoïde (Herrmann et Joger, 1997), alors que les espèces paléoarctiques ont en commun des écailles frontale et pariétales bien développées, possèdent une écaille naso-rostrale et les écailles des boucliers frontal, pariétal et supraoculaire sont complètement fragmentées (Herrmann *et al*., 1999).

L'étude moléculaire la plus complète réalisée sur la sous-famille (Lenk *et al*., 2001b) considère 5 classes parfaitement supportées : une classe correspondant à la tribu des ***Atherini*** (genres *Proatheris*, *Atheris* et *Adenorhinos*), un **groupe eurasien** formé des genres *Eristocophis, Pseudocerastes, Macrovipera, Vipera* et *Daboia*, et les trois genres ***Bitis***, ***Cerastes*** et ***Echis***, bien individualisés (preuve de leur monophylie). Ces cinq groupes sont bien reconnus par les études portant sur la phylogénie de la sous-famille, aussi bien morphologiques que génétiques ou immunologiques (Herrmann et Joger, 1997 ; Herrmann *et al*., 1999). Dans les analyses morphologiques, la position de *Daboia* est souvent indéterminée entre les vipères paléarctiques et les vipères africaines, mais les études génétiques (Lenk *et al*., 2001b ; Garrigues *et al*., 2005) le rapprochent sans nul doute des premiers, ce qui est d'ailleurs plus en accord avec la répartition géographique de ces deux groupes.

Il a déjà été plusieurs fois question de la difficulté d'interprétation de l'étude de Highton *et al*. (2002) du fait de rapprochement de groupes largement divergents. Les *Viperinae* y apparaissent paraphylétiques, deux lignées étant successivement sœurs des *Crotalinae*. Il est toutefois intéressant de remarquer que ces deux lignées sont constituées des genres *Causus* et *Atheris* (≡ groupe africain) pour l'une, des genres *Cerastes*, *Daboia* et *Pseudocerastes* (≡ groupe eurasien), auquel est rattaché le crotale *Calloselasma*, pour l'autre.

Peu de données rassemblant ces cinq classes ont été trouvées, leurs relations sont donc difficiles à établir. En particulier, chacun de ces groupes s'est vu proposé la place de groupe basal : l'étude immunologique de Herrmann et Joger (1997) y place le genre *Bitis* alors que les analyses génétiques placent variablement la tribu des *Atherini* ou le genre *Cerastes* (Herrmann *et al.,* 1999), le genre *Echis* ou encore les vipères eurasiennes (Lenk *et al*., 2001b) à cette position ; les études morphologiques (Hermann *et al*., 1999) se rallient plutôt à cette dernière solution. Aucune paire de taxons ne semble être privilégiée sur une autre, nous considèrerons donc ces relations comme non-résolues.

Les genres *Cerastes* et *Echis* avaient été rapprochées par évolution commune en tant que « serpent à sonnette » : des rangées obliques d'écailles latérales, mises en mouvement, produisent un sifflement comparable à celui engendré par la bruiteur caudal des crotales nord-américains (Joger et Courage, 1999). Ce type d'organisation d'écailles est également retrouvé chez *Dasypeltis* (un *Colubridae*), chez deux espèces d'*Atheris* (*A. chlorechis* et *A. nitschei*) et chez *Bitis peringueyi*. Pour le cas particulier de *Dasypeltis*, l'association de ce comportement de défense avec une couleur proche de celle d'*Echis* est vue comme un exemple parfait de mimétisme (donc, pour ce qui nous intéresse, de convergence évolutive). L'examen rapproché de ces écailles permet de montrer qu'elles sont le résultat d'une convergence pour *Dasypeltis* et *Bitis*, mais les écailles de *Cerastes* et *Echis* sont très proches (celles d'*Atheris nitschei* sont également très proches). Toutefois, ces relations n'ont pas été retrouvées dans les analyses moléculaires et immunologiques.

III-2-2-2-2 – Genre *Cerastes*

Le genre *Cerastes* est le premier dont les relations seront élucidées car de loin le plus simple à résoudre. Ce genre est réparti dans toute l'Afrique du Nord et dans le sud-ouest asiatique (d'où sa position dite intermédiaire entre le groupe éthiopien et le groupe eurasien). Initialement monotypique, l'espèce *Cerastes cerastes* a ensuite donné naissance à *C. gasperettii* et *C. vipera*. La monophylie de ce genre est supportée par une élongation de l'écaille rostrale, par la présence de plusieurs petites écailles entre la nasale et la rostrale, par une morphologie unique de l'hémipénis (dit « type *Cerastes* »), par l'absence de poumon trachéal et d'artère pulmonaire antérieure (artère trachéale) ; le cœur est séparé du foie, le poumon gauche est absent et le droit présente une poche antéro-latérale ; l'os pariétal est étendu postéro-latéralement (Herrmann et Joger, 1997).

Lenk *et al.* (2001b) supportent la position basale de *C. vipera* par rapport aux deux autres. Bien que seule cette étude ait inclus les trois espèces, le support statistique de cet arrangement est élevé, et paraît pour le moment l'association la plus probable.

III-2-2-2-3 – Genre *Echis*

Le genre *Echis* tel que le reconnaît actuellement l'EMBL Reptile Database ([D]) est formé de 9 espèces : *E. carinatus, E. coloratus, E. hughesi, E. jogeri, E. leucogaster, E. melanocephalus, E. ocellatus, E. omanensis* et *E. pyramidum*. La monophylie de ce genre est soutenue par une micro-ornementation de surface des écailles particulière (type *Echis-Cerastes*), par une tête médiale du muscle rétracteur du ptérygoïde de grande taille, par une lame du septomaxillaire modérément développée, et par une branche nerveuse exposée dans le foramen prootique (Herrmann *et al.,* 1999).

La phylogénie au sein du genre *Echis* est bien respectée dans les 4 arbres de Lenk *et al.* (2001b), à l'exception des positions respectives de *E. coloratus* et de la paire *E. carinatus/E. multisquamatus*, qui échangent leur place en position basale du genre dans un des arbres. La paire *E. pyramidum/E. ocellatus* est toujours en position terminale (Lenk *et al.*, 2001b). Cette classification s'accorde avec la séparation morphologique proposée par Herrmann et Joger (1997), où sont formées les deux paires *leucogaster/ocellatus* et *carinatus/coloratus*, ainsi qu'avec la distinction géographique entre les espèces asiatiques (*E. carinatus, E. multisquamatus*) et afro-arabiques (*E. pyramidum, E. ocellatus, E. leucogaster, E. omanensis*) (Garrigues *et al.*, 2005).

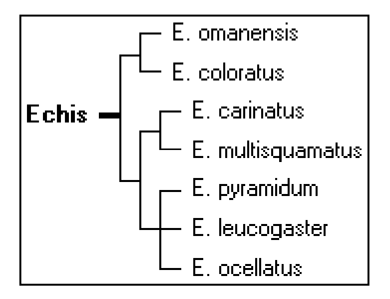


Figure 51. Phylogénie du genre *Echis*.

Par ailleurs, dans la description que Babocsay (2004) fait de la nouvelle espèce, *Echis omanensis* est vue comme la population autrefois assignée à *Echis coloratus* présente dans le nord de la province d'Oman et dans l'est des Etats Arabes Unis, cette proximité morphologique en faisant sûrement deux espèces sœurs.

III-2-2-2-4 – Genre *Bitis*

Le genre *Bitis* est, juste après le genre nominal *Vipera*, le plus gros de la sous-famille. L'EMBL Reptile Database ([D]) lui reconnaît 16 espèces : *B. albanica, B. arietans, B. aramta, B. atropos, B. caudalis, B. cornuta, B. gabonica, B. heraldica, B. inornata, B. nasicornis, B. parviocula, B. peringueyi, B. rubida, B. schneideri, B. worthingtoni* et *B. xeropoga*. La monophylie de ce genre est supportée par une élongation parallèle de l'écaille rostrale, une conformation unique du sac supranasal, une micro-ornementation particulière des écailles (sauf *B. peringueyi*) ; la tête de l'os ectoptérygoïde est large et présente une projection postérolatérale, la tête médiale du muscle rétracteur du ptérygoïde est de grande taille, et le processus latérodorsal du septomaxillaire est en épine, avec un petit processus antérieur (Herrmann *et al.*, 1999).

Dans une étude spécialement menée pour résoudre la phylogénie de ce genre, par le double biais de l'immunologie et de la génétique, Lenk *et al.* (1999) reconnaissent à ce genre 5 groupes : les deux groupes *atropos/cornuta* (auxquels se rajoute *B. xeropoga* dans l'étude immunologique) et *caudalis/peringueyi* (auxquels se rajoute *B. schneideri* dans l'étude immunologique) correspondent aux petites espèces du genre affectionnant respectivement le sable et les terrains rocheux ; la classe *gabonica* (*B. gabonica, B. n. nasicornis* et *B. n. rhinoceros*) correspond aux grosses *Bitis*. Par ailleurs, l'autre grosse espèce *B. arietans* et l'autre petite espèce *B. worhtingtoni* se détachent toutes les deux de ces ensembles. Les groupes *caudalis* et *xeropoga* sont toujours frères l'un de l'autre en position terminale.

Ces groupes correspondent à une étude morphologique antérieure réalisée sur ce genre (bibliographie donnée par Lenk *et al.*, 1999). Les auteurs ont donc validé ou créé un certain nombre de sous-genres : le sous-genre ***Macrocerastes*** comprend les espèces ouest-africaines *gabonica* (espèce type), *rhinoceros* (élevée au rang d'espèce), *nasicornis* (+/- *parviocula*, rapprochée uniquement parce que son museau correspond au type *Macrocerastes*) ; le sous-genre ***Calechidna*** contient les espèces *atropos* (espèce type), *armata, caudalis, cornuta*, *inornata, peringueyi, rubida, schneideri, xeropoga* (+/- *heraldica* d'après l'étude morphologique dont il vient d'être question) ; le sous-genre ***Keniabitis*** subgen. nov., monotypique, n'inclus que *B. worthingtoni* (reflet de sa position isolée au Kenya, loin de

toute autre espèce du même genre ; Garrigues *et al*., 2005). Au final, le sous-genre nominal ne contient plus que *B. arietans*, espèce type du genre.

Ces sous-genres ont été validés par Lenk *et al*. (2001b). Les relations entre eux ne sont toutefois pas résolues (cf. figure 52).

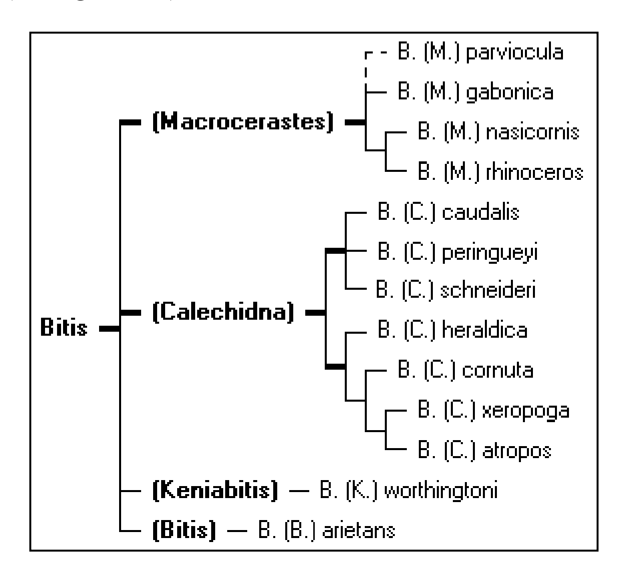


Figure 52. Phylogénie du genre *Bitis*. Les quatre sous-genres validés ou créés par Lenk et al. (1999) sont indiqués entre parenthèses Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-2-2-5 – Tribu des *Atherini*

Le tribu des *Atherini* est formée de quatre genres : le genre *Atheris* (12 espèces) accompagné des 3 genres monotypiques auxquels il a donné naissance *Adenorhinos* (*A. barbouri*), *Proatheris* (*P. superciliaris*) et *Montatheris* (*M. hindii*).

Ce genre est uni par la morphologie de surface de leurs écailles (secondairement perdu chez *M. hindii*) et par la perte de la branche latérale (maxillaire) du muscle rétracteur du ptérygoïde. L'espèce *supraciliaris* se distingue ensuite par la forme de son articulation entre le palatin et le ptérygoïde, par la possession d'une bronche intra-pulmonaire, et par un bouclier supra-oculaire encore distinct. La monophylie des autres membres de la tribu sont unis par 4 caractères : forme des hémipénis, division du bouclier rostral, présence d'une écaille nasorostrale, et réduction du processus voméral du prémaxillaire (Broadley, 1996).

Ces quatre genres se distinguent morphologiquement (voir en particulier Broadley, 1996), la succession de ces genres se faisant selon la formule (*Proatheris* (*Montatheris* (*Adenorhinos, Atheris*))) (Herrmann et Joger, 1997). Si les études immunologiques (Herrmann et Joger, 1997), génétiques (Herrmann *et al*., 1999 ; Lenk *et al*., 2001b ; Lawson *et al*., 2001) et morphologiques (voir notamment Herrmann *et al.,* 1999 et Broadley, 1996) supportent la position basale du genre *Proatheris*, l'espèce *Adenorhinos barbouri* apparaît en revanche fortement liée à *Atheris ceratophora* et *A. nitschei* dans l'étude moléculaire de Lenk *et al*. (2001b). Ce résultat est étonnant dans la mesure où *Adenorhinos* se démarque morphologiquement bien du genre *Atheris* (Broadley, 1996) : à moins de réintroduire *Adenorhinos* au sein du genre *Atheris*, ce dernier apparaît donc comme polyphylétique.

De plus, *A. nitschei* est systématiquement sœur de ce couple (Lenk *et al.*, 2001b), ce qui ne semble pas cohérent avec le cladogramme morphologique proposé par Herrmann et Joger (1997). Les mêmes résultats sont toutefois retrouvés dans les études moléculaires de Herrmann *et al.* (1999) et Lawson *et al.* (2001) qui n'intègrent toutefois pas l'espèce *barbouri* : les trois études moléculaires supportent la position basale de *A. chlorechis* et la monophylie d'un groupe *squamigera* centrafricain (*hispida*, *broadleyi*, *squamigera, subocularis*) et d'un groupe *nitschei* est-africain (*ceratophora*, *desaixi*, *rungweensis, nitschei*).

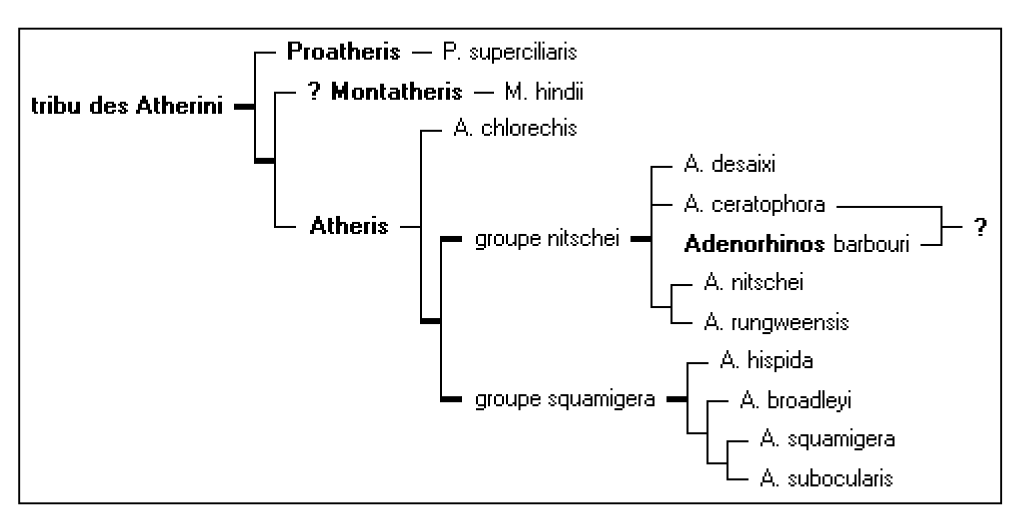


Figure 53. Phylogénie de la tribu des *Atherini*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. La position des deux genres monotypiques *Montatheris* et *Adenorhinos* n'est qu'hypothétique, supportée par un très petit nombre d'études. La position basale du genre *Proatheris* est en revanche parfaitement supportée. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

<u>III-2-2-2-6 – Classe des vipères eurasiennes</u> (arbre 11)

Toutes les vipères restantes forment ensemble une classe dite eurasienne. Cette classe comprend le genre *Vipera* (27 espèces), le genre *Macrovipera* (4 espèces), le genre *Pseudocerastes* (2 espèces) et les deux genres monotypiques *Daboia* (*D. russelii*) et *Eristocophis* (*E. macmahoni*).

Un regard rapide sur la morphologie et la géographie des membres de ce groupe permet de le séparer en deux, avec d'un côté les petites vipères européennes du genre *Vipera* (complexes *V. berus, V. aspis* et *V. ammodytes*), de l'autre les grosses vipères orientales des genres *Macrovipera* et *Daboia* ainsi que d'autres représentants du genre *Vipera* (complexe *xanthina-raddei* et *Vipera palaestinae*) : tous ces genres composaient il y a encore peu de temps le genre « *Vipera sensu lato* » (Garrigues *et al.*, 2005).

Différents groupes ont par ailleurs été créés pour séparés le genre *Vipera sensu stricto* : le genre ***Pelias*** avait été introduit pour décrire les petites espèces *berus* et *ursinii* ; les vipères restantes ont été nommées informellement ***Vipera* 1** (complexes *aspis* et *ammodytes*) et ***Vipera* 2** (complexe *xanthina*) (Nilson *et al.*, 1999). Ces trois groupes correspondent respectivement aux vipères à « tête-bouclier », à celles avec de petites écailles céphaliques et celles avec de grandes écailles céphaliques (Garrigues *et al.*, 2005).

Le sous-genre ***Montivipera*** a été créé récemment par Nilson *et al.* (1999) pour ce complexe *xanthina*, celle-ci en étant l'espèce type, suite à la confirmation par des études phylogénétiques de l'isolement de ce complexe vis à vis des autres espèces du genre *Vipera*.

Ce sous-genre contient, en plus de l'espèce type, les espèces *albicornuta, albizona, bornuelleri, bulgardaghica, kurdistanica, latifii, raddei, wagneri*. Elles sont unies par une taille moyenne (taille maximale en général < 1m), par l'ovoviviparité, par un habitat de montagne, et par des colorations prononcées (se reporter à Nilson *et al*., 1999, pour des critères plus précis de diagnose de ce sous-genre).

Le genre *Vipera* se trouve donc séparé en trois sous-genres *Vipera* (complexes *aspis* et *ammodytes*), *Pelias* (complexes *berus* et *ursinii*) et *Montivipera* (complexe *xanthina*) ; *Vipera palaestinae* n'appartient à aucun de ces sous-genres (se reporter à Nilson *et al*., 1999 pour plus de détails sur la définition de ces sous-genres).

Toutes les études moléculaires supportent cette distinction (y compris la séparation de *V. palaestinae*), mais font de *Vipera* un genre polyphylétique (Hermann *et al*., 1999 ; Lenk *et al*., 2001b ; Garrigues *et al*., 2005) contrairement aux études immunologiques (Herrmann et Joger, 1997 ; Nilson *et al*., 1999). Précisons que les études morphologiques rejoignent les données de la génétique (voir par exemple Hermann *et al*., 1999).

III-2-2-2-6-1 – Vipères touraniennes

Les vipères eurasiennes sont très tôt séparées en une branche touranienne (en liaison avec sa localisation géographique dans la dépression touranienne, au centre de l'Asie), composée du genre monotypique *Eristocophis macmahoni* et de deux espèces du genre *Pseudocerastes* (*P. fieldi, P. persicus*), du groupe correspondant à *Vipera sensu lato* (*vide supra*) (Herrmann *et al*., 1999 ; Lenk *et al*., 2001b).

Cette séparation des deux genres touraniens est supportée morphologiquement par l'organisation du sac supranasal, par la présence chez ces genres d'une veine azygos antérieure, par une lame horizontale antérieure du septomaxillaire présente mais étroite, par l'incurvation nette du processus latérodorsal du septomaxillaire, par la conformation du préfrontal formant un processus ventromédial robuste, et par une extrémité distale du post-orbital tourbillonée (Herrmann *et al*., 1999).

III-2-2-2-6-2 – Vipères orientales

La classe *Vipera sensu lato* est ensuite très nettement séparée en une classe européenne et une classe orientale, celle-ci rassemblant les genres *Daboia* et *Macrovipera*, le sous-genre *Montivipera* (*Vipera xanthina* et vipères associées) ainsi que l'espèce isolée *Vipera palaestinae* (Garrigues *et al*., 2005). Ce groupe est ensuite scindé en trois, avec un groupe *Daboia* (*Daboia russelii, Vipera palaestinae, Macrovipera mauritanica*) basal, l'espèce *Macrovipera lebetina* étant sœur du groupe *Montivipera* (Garrigues *et al*., 2005).

Cette organisation des vipères du groupe *Vipera sensu lato* est exactement comparable à celle trouvée par Lenk *et al.* (2001b), même s'ils ne résolvent pas une trichotomie composée des vipères européennes, du groupe *Daboia* (incluant en plus *Macrovipera deserti*) et la paire *Montivipera/Macrovipera* (*Macrovipera lebetina* et *M. schweizeri*). Ceci contredit les données immunologiques prônant la monophylie du genre *Vipera* (Herrmann et Joger, 1997 ; Nilson *et al*., 1999). Cette distinction correspond pourtant parfaitement à la géographie et à la morphologie générale de ces vipères, puisque cela revient à séparer les petites vipères européennes, les grosses vipères afro-orientales et les grosses vipères réparties de l'Europe de l'est en Asie.

De plus, *Vipera xanthina* et *Macrovipera* sont rapprochées par l'absence de veine azygos antérieure (Herrmann *et al*., 1999), par des données ostéologiques et par ce que l'on sait de la phylogéographie de ce groupe (Garrigues *et al*., 2005) ; *Daboia* et *V. palaestinae* avaient déjà été rapprochés sur la base de l'organisation du museau et de l'agencement des écailles de la région nasale, la coloration de la tête et la réduction de la pigmentation péritonéale (Garrigues *et al*., 2005) ; et les représentants nord-africains du genre *Macrovipera* ressemblent plus à *Daboia* qu'à leurs congénères asiatiques par les motifs de la tête et par le grand nombre de rangées d'écailles à mi-longueur du corps (27, contre 23 à 25 pour les autres *Macrovipera* ; Garrigues *et al*., 2005) .

Dans le groupe *Daboia*, la relation (*Daboia* (*Macrovipera, Vipera palaestinae*)) est bien supportée (Lenk *et al*., 2001b ; Garrigues *et al*., 2005), les deux espèces *M. mauritanica* et *M. deserti* se groupant ensemble (Lenk *et al.*, 2001b). Les relations au sein du complexe *xanthina* ne sont pas résolues.

En conclusion, les preuves concordent donc à dire que les genres *Vipera* et *Macrovipera*, tels qu'actuellement définis, sont paraphylétiques. En particulier, les petites vipères européennes se distinguent facilement par leur taille des grosses vipères du groupe *Macrovipera* (Garrigues, 2005). De plus, l'organisation des écailles céphaliques permet très bien de distinguer le groupe *Pelias*, les groupes *aspis* et *ammodytes* ensemble, et les vipères afro-orientales, en accord avec les données moléculaires (Lenk *et al*., 2001b ; Garrigues, 2005). Le regroupement de *Macrovipera lebetina* comme taxon sœur du groupe *Montivipera* (Lenk *et al*., 2001b ; Garrigues, 2005) est quant à lui supporté par des données ostéologiques (se reporter à Garrigues *et al*., 2005).

Les preuves me semblent donc suffisantes pour restreindre le genre *Macrovipera* aux espèces *lebetina* (espèce type du genre) et *schweizeri*, et pour attribuer le genre *Daboia*, en plus de *russelii*, aux espèces *palaestinae*, *mauritanica* et *deserti*, comme préconisé par Lenk *et al.* (2001b). Par ailleurs, en élevant le sous-genre *Montivipera* au rang de genre, comme proposé par Garrigues *et al*. (2005), le genre *Vipera* deviendrait monophylétique, limité aux espèces européennes (l'espèce type du genre étant *Vipera francisciredi*). La question, soulevée par Garrigues *et al*. (2005), de savoir si les genres *Macrovipera* et *Montivipera*, tels que nouvellement définis, font partie ou non d'un même genre n'est pas encore tranchée, mais ne gène ni la phylogénie des *Viperinae*, ni la monophylie de ces deux genres.

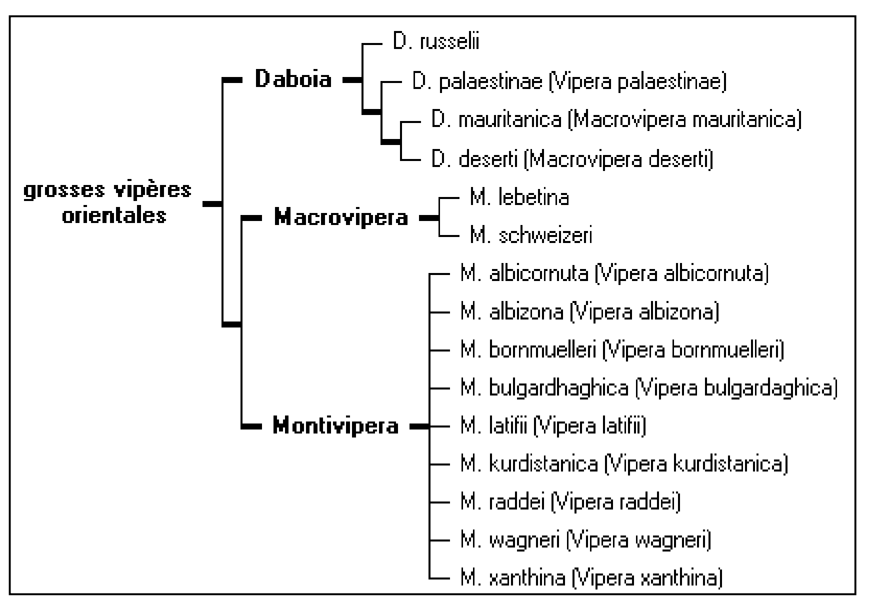


Figure 54. Changements taxonomiques et phylogénie des vipères orientales. Le genre *Macrovipera* a été limité aux espèces *lebetina* (espèce type) et *schweizeri* ; le sous-genre *Montivipera* (anciennement complexe *« Vipera » xanthina*), a été élevé au rang de genre ; et l' espèce *« Vipera » palaestinae* et les deux espèces africaines de *« Macrovipera »* ont été incluses dans le genre *Daboia*. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

<u>III-2-2-2-6-3 – Vipères européennes</u>

L'étude la plus complète portant sur les vipères européennes (Garrigues *et al*., 2005) reconnaît trois ensembles : le complexe *ammodytes*, contenant toutes les sous-espèces de *Vipera ammodytes*, le complexe *aspis*, auquel sont liés les sous-espèces de *Vipera aspis* ainsi que l'espèce *V. latastei*, et le groupe *Pelias* rassemblant les espèces *barani, berus, dinniki, kaznakovi, nikolskii, seoanei* et *ursinii* ; les deux complexes *ursinii* (*dinniki, kasnakovi, ursinii*) et *berus* (*barani, berus, nikolskii, seoanei*) sont par ailleurs bien identifiés. Bien que beaucoup moins complète, l'étude de Lenk *et al*. (2001b) place nettement *V. ammodytes* à l'écart d'un groupe monophylétique formé par *V. dinniki, V. berus* et *V. wagneri*. En revanche, ces distinctions ne sont pas du tout reconnues par Herrmann et Joger (1997).

Une étude morphologique (Zuffi, 2002) discutant de la validité des nombreuses sous-espèces de *Vipera aspis* a récemment montré que les sous-espèces *aspis* (France) et *francisciredi* (nord de l'Italie) étaient à peine différentes, suggérant entre eux une forte relation de parenté ; la superposition de leurs schémas de couleur les rend d'ailleurs souvent difficiles à différencier. L'auteur (Zuffi, 2002) précisait qu'il était possible de « synonymer » *V. a. francisciredi* avec *V. a. aspis*, sans qu'il pratique formellement ce changement taxonomique. Cette observation morphologique va contre l'observation génétique de divergences importantes (entre 4.8 et 6.5% pour *ND2*) entre les populations italiennes (*V. a. francisciredi, V. a. hugyi*) et françaises (*V. a. aspis, V. a. atra, V. a. zinnikeri*) remarquée par Garrigues *et al.* (2005). Par ailleurs, les sous-espèces *atra, zinnikeri et hugyi* avaient été proposées au rang d'espèces (Zuffi, 2002). Garrigues *et al*. (2005) réfutent le changement de rang taxonomique de *V. a. zinnikeri* : l'échantillon de la première étude (Zuffi, 2002) est selon les auteurs trop faible pour permettre un changement taxonomique solide, et les preuves évidentes d'interfécondité entre *V. a. aspis* et *V. zinnikeri* sont incompatibles avec la définition de l'espèce actuellement acceptée (partie I-1-2-2). Enfin, Garrigues *et al*. (2005) proposent, en accord avec de précédentes études (se référer à Garrigues *et al*., 2005 pour la bibliographie correspondante) de « synonymer » la sous espèce *V. ammodytes montandoni* à *V. am. meridionalis* du fait de la très faible divergence génétique entre ces deux populations (0.4% de divergences non corrigées).

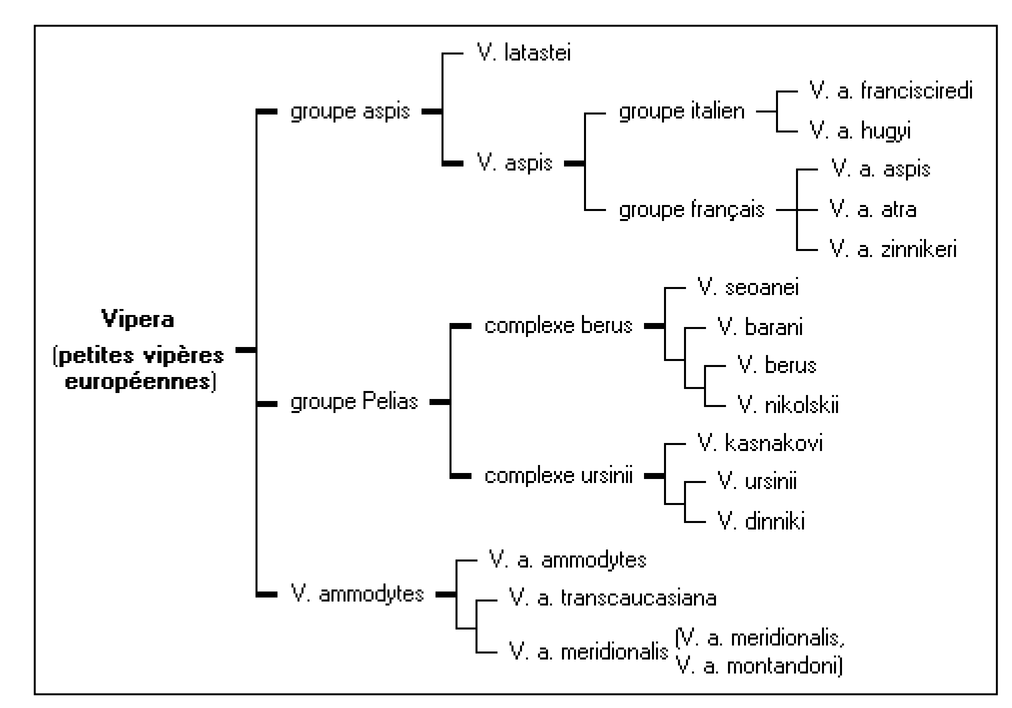


Figure 55. Phylogénie du genre *Vipera*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-3 – Famille des *Pareatidae*

Nous venons de voir la phylogénie des *Viperidae*, famille qui rassemble les vipères et les crotales, lesquels représentent un réel problème de santé publique dans certaines régions du monde, notamment en Amérique du Sud et en Asie du Sud-Est. Aucune autre famille n'est autant étudiée que celle-ci, ce qui pose évidemment problème pour l'exhaustivité de cette thèse…

La famille des *Pareatidae* est un de ces groupes oubliés. L'EMBL Reptile Database ([D]) lui reconnaît trois genres : le genre nominal *Pareas* (11 espèces), le genre *Asthenodipsas* (3 espèces) et le genre monotypique *Aplopeltura* (*A. boa*). Seule une étude de Vidal et Hedges (2002) a intégré deux représentants de cette famille (*Aplopeltura boa* et *Pareas nuchalis*), la monophylie moléculaire de ce groupe est donc difficile à tester (dans cette étude, ces deux espèces se groupaient ensemble).

Les hémipénis de *Pareas margaritophora* et *Pareas stanleyi* ont été examinés par Zaher (1999). Ceux-ci étaient superficiellement similaires à ceux observés dans la famille des Xenodermatidae (support peut-être de leur rapprochement dans le « groupe basal »). L'organe est profondément bilobé, avec des lobes longs et fins, au moins deux fois plus longs que ne l'est le corps ; le sillon spermatique est clairement centrolinéal, bifurqué dans la région distale du corps ; la moitié basale du corps est ornée de papilles épineuses de moyenne taille, la base des lobes étant recouverte de spinules, le passage de l'une à l'autre ornementation se faisant graduellement ; l'extrémité distale des lobes est couverte de calices rappelant ceux observés chez les boas et les *Scolecophidia* (figure 56 ; Zaher, 1999). Par ailleurs, l'auteur précise que des observations précédemment réalisées chez *Aplopeltura* révèlent une organisation comparable, les hémipénis de ce genre présentant en plus des voiles.



Figure 56. Hémipénis des *Pareatidae*. Sont présentées les deux faces non-sillonée (gauche) et sillonnée (droite) des hémipénis de *Pareas margaritophora*. Tiré de Zaher (1999).

Les *Pareatidae* sont unis par leur absence de glande à venin (voir la discussion de la partie III-1-4-1). Ce caractère, qui exclue cette famille de toutes les autres de *Colubroidea* à l'exception des Xenodermatidae, peut être vu comme une preuve de leur origine basale au sein des *Colubroidea*, occupant alors une position plus basale que celle des *Viperidae*. Toutefois, on peut aussi voir cela comme une perte secondaire en liaison avec leur régime uniquement malacophage : ils ne mangent que des escargots, le venin ne leur est donc d'aucune utilité pour attraper leurs proies (voir notamment la discussion de Vidal et Hedges, 2002). Un autre groupe de serpents, la tribu des *Dipsadini* (*Dipsadinae*, *Colubridae*) partage ce régime alimentaire, mais certaines preuves anatomiques montrent qu'il s'agit là d'une convergence plus que d'une origine homologue de la malacophagie (Zaher, 1999).

III-2-4 – Famille des *Homalopsidae* (arbre 12)

Les *Homalopsidae* sont une autre petite famille de serpents. L'EMBL Reptile Database ([D]) lui reconnaît 11 genres très inégaux : le genre *Enhydris* (22 espèces) regroupe à lui seul plus de deux-tiers des représentants de la famille (34 espèces), les autres se répartissant dans deux genres ditypiques (*Cantoria* et *Cerberus*) et dans 8 genres monotypiques (*Bitia hydroides, Erpeton tentaculatum, Fordonia leucobalia, Gerarda prevostiana, Heurnia ventromaculata, Homalopsis bucata, Myron richardsoni* et *Brachyorrhos albus*). Ce dernier genre (*Brachyorrhos*) est placé en *insertae sedis* dans cette famille, et pourrait en réalité être un Xenodermatidae (cf. partie III-2-1). A l'exception de cette dernière espèce, cette classification est inchangée depuis 1970 (Voris *et al*., 2002). Par ailleurs, Voris *et al*. (2002) signalent la proposition de déplacement vers ce groupe de l'actuel *Natricinae* monotypique *Anoplohydrus aemulans*.

Ce groupe est communément reconnu bien qu'aucune synapomorphie connue n'en unisse ses membres. Tous (à l'exception de *Brachyorrhos* ; Zaher, 1999) partagent un mode de vie strictement aquatique. Cette famille est répartie de la vallée pakistanaise de l'Indus au sous-continent indien, à travers les îles indonésiennes, les Philippines, la Nouvelle-Guinée et l'Australie, dans des forêts de mangrove, des lacs, des rivières, des rizières, etc. ; 8 espèces sont marines (Voris *et al*., 2002). Ces serpents ont donc développé une série d'apomorphies en rapport avec ce mode de vie aquatique, telles que les narines fermées par des valvules, la position dorsale des yeux ou la conformation de l'épiglotte ; leur régime est directement en rapport avec ce milieu, se composant de poissons, de têtards, voire de crustacés pour trois espèces. Par ailleurs, toutes les espèces dont la reproduction a été étudiée sont vivipares. Ces serpents sont considérés comme moyennement venimeux (Voris *et al*., 2002).

Les hémipénis des représentants de cette famille sont très similaire bien qu'aucune synapomorphie n'ait été identifiée. En effet, la plupart des caractères sont également retrouvés dans divers taxons malgaches tels que *Liophidium, Leioheterodon, Ithycyphus* et *Liopholidophis* (*vide infra*). Le morphologie des hémipénis des genres *Gerarda, Cantoria, Bitia, Fordonia* et *Homalopsis*, ainsi que le plus énigmatique genre *Brachyorrhos*, ont été étudiés par Zaher (1999). Tous présentaient un organe légèrement bilobé avec un sillon spermatique fortement centripète divisé au niveau de la fourche ; les lobes sont couverts de minuscules épines densément arrangées ; le corps de l'hémipénis est couvert d'épines de taille moyenne plus éparses (sauf chez *Cantoria*, chez qui le corps de l'organe est nu ; chez *Gerarda* et *Bitia*, seule la moitié distale du corps est ornementée) ; les ornementations sont identiques sur les deux face sillonée et non-sillonée (figure 57 ; Zaher, 1999).



Figure 57. Hémipénis *des Homalopsidae*. Sont présentées les deux faces non-sillonée (gauche) et sillonnée (droite) des hémipénis de *Fordonia leucobalia*. Tiré de Zaher (1999).

Voris *et al.* (2002) ont récemment étudié génétiquement la phylogénie de ce groupe, incluant 15 des 34 espèces actuellement recensées. L'« outgroup » principal utilisé dans cette étude est représenté par 5 genres de la sous-famille des *Natricinae*, qui avait été rapprochée de la famille ; par ailleurs, le genre *Dinodon* (*Colubridae*) a été rajouté comme « outgroup » plus lointain. La première chose qui ressort de cette étude (Voris *et al.*, 2002) est le faible degré de divergences génétiques au sein de cette famille, entre 4 et 10% (entre 4 et 7% pour le seul genre *Enhydris*) ; la monophylie de cette famille est par ailleurs parfaitement supportée.

Le genre *Cantoria* est frère du reste de la famille ; il se détache morphologiquement, est marin et est une des trois espèces se nourrissant de crustacés. Les deux autres espèces partageant ce régime spécialisé (*Gerarda prevostiana, Fordonia leucobalia*) sont sœurs l'une de l'autre, dans une position toutefois plus dérivée au sein de la famille (Voris *et al.*, 2002).

Trois autres genres monotypiques démarqués morphologiquement et écologiquement (*Erpeton, Homalopsis, Cerberus*) sont toujours rapprochés bien que les supports statistiques soient faibles. Ceux-ci sont collectivement frères d'*Enhydris bocourti*, détachée du reste du genre, comme l'est l'espèce *E. punctata*, sœur du genre monotypique *Myron*, tous deux rapprochés de la paire *Gerarda/Fordonia*. Les cinq autres membres du genre *Enhydris* inclus à cette étude (Voris *et al.*, 2002) forment un ensemble bien soutenu génétiquement, statistiquement et morphologiquement ; le sous-groupe *chinensis/jagorii/enhydris* est très homogène morphologiquement ; les deux espèces du genre qui le rendent polyphylétique sont également les deux plus grosses espèces de la famille, et se démarquent du reste du genre par l'organisation des écailles et par l'organisation des os du crâne (Voris *et al*, 2002). Les résultats de cette étude sont reportées en figure 58. Aucune proposition taxonomique n'a été faite par les auteurs (Voris *et al.*, 2002) pour remédier à la polyphylie du genre *Enhydris*.

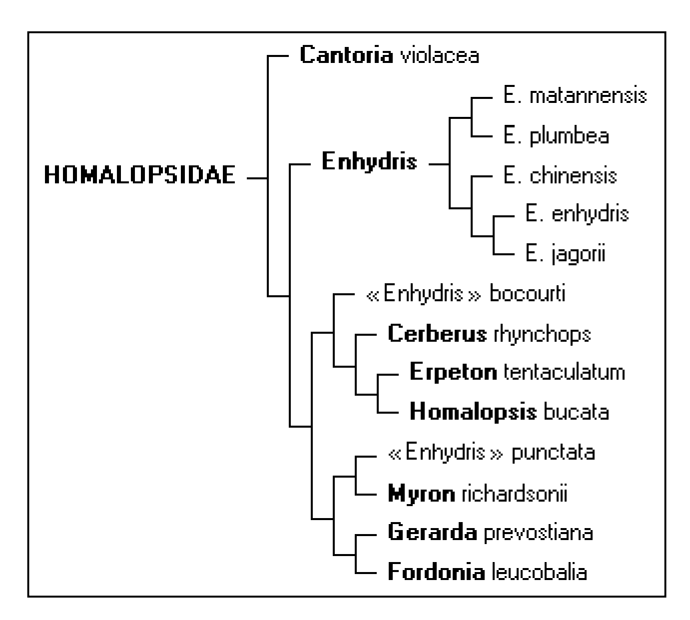


Figure 58. Phylogénie des *Homalopsidae*. Cet arbre présente la phylogénie de la famille telle que l'ont trouvé Voris *et al.* (2002) par comparaison des gènes *cyt b* et codant pour les ARN 12S et 16S. Aucune association n'a été considérée ici comme bien supportée étant donné que cette étude est la seule portant sur cette famille.

III-2-5 – Famille des *Elapidae*

La famille des *Elapidae*, telle que nouvellement définie, en accord avec la proposition de Lawson *et al.* (2005), se compose des anciennes familles des « *Elapidae* » et des « *Atractaspididae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]), maintenant devenues sous-familles des *Elapinae* et des *Atractaspidinae* respectivement, et des sous-familles des *Psammophiinae*, des *Boodontinae* et des *Pseudoxyrhophiinae*, anciennement assignées à la famille des « *Colubridae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]). Se reporter pour mémoire à la partie III-1-3 et à la figure 26. Ainsi formée, la famille des *Elapidae* regroupe un peu plus de 580 espèces, 315 d'entre elles faisant partie de la sous-famille nominale (EMBL Reptile Database, [D]).

III-2-5-1 – Sous-famille des *Elapinae* (arbre 13)

La sous-famille des *Elapinae* est de loin la plus grande de sa famille. C'est également le dernier groupe de serpents dont la phylogénie soit relativement bien résolue, à relier à l'intérêt médical de ce groupe qui rassemble tous les serpents protéroglyphes : mambas (genre *Dendroaspis*), cobras (genres *Naja, Ophiophagus, Boulengerina*, etc.), serpents corail (en particulier les genres *Micrurus* et *Calliophis*), bungares (genre *Bungarus*), serpents marins (genre *Laticauda*, dit « sea krait » en anglais, que l'on pourrait traduire par « bungare de mer », et les vrais serpents de mer des genres *Pelamis, Aipysurus*, etc.), serpents tigre (genre *Notechis*), etc.

Ce groupe rassemble des serpents hautement venimeux, les venins ayant par nature une action neurotoxique. Citons notamment la taïpoxine, toxine retrouvée dans le venin des taïpans (genre *Oxyuranus*), communément reconnue comme étant la toxine ophidienne la plus puissante.

III-2-5-1-1 – Difficultés taxonomiques

Deux ensembles sont maintenant communément reconnus à ce groupe des serpents venimeux protéroglyphes : le premier rassemble les serpents corail américains (genres *Micrurus, Micruroides, Leptomicrurus*) et asiatiques (genres *Maticora* et *Calliophis*) ainsi que les cobras – dans leur acceptation la plus large possible – africains et asiatiques ; le second rassemble tous les serpents marins (*Laticauda* et vrais serpents de mer) ainsi que les serpents australasiens.

Cette distinction correspond respectivement aux anciennes sous-familles des « *Elapinae* » et des « *Hydrophiinae* » formant la famille des « *Elapidae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]). Ces ensembles ont même parfois été considérés comme les familles des « *Elapidae* » et des « *Hydrophiidae* », respectivement. Ineich (1995) reconnaissait quant à elle quatre sous-familles supplémentaires à la famille des « *Elapidae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) : les « *Bungarinae* », les « *Calliophiinae* », les « *Laticaudinae* » et les « *Maticorinae* ». Par ailleurs, diverses tribus ont été proposées, notamment par la séparation des « *Hydrophiinae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) en tribus des *Hydrophiini* (vrais serpents de mer), *Laticaudini* (genre *Laticauda*) et *Oxyuranini* (serpents terrestres australasiens).

Toutes ces distinctions, à des rangs différents et pour des ensembles se recoupant plus ou moins, peuvent gêner la compréhension des-dits ensembles, renforcé par le fait que les « *Elapidae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) sont devenus les *Elapinae* dans une famille qui n'a pas changé de nom. Malheureusement, en proposant leurs changements taxonomiques, Lawson *et al*. (2005) n'ont rien dit du devenir de ces groupes, et je me suis refusé en introduction de cette thèse à pratiquer moi-même des changements taxonomiques. Dans la suite de ce travail, je considèrerai donc les sous-familles des « *Elapinae* » et des « *Hydrophiinae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) comme les groupes des « élapinés » et des « hydrophiinés », respectivement, sans présager pour le moment ni de leur monophylie, ni de leur rang taxonomique.

III-2-5-1-2 – Relations supérieures au sein des *Elapinae*

La sous-famille des *Elapinae*, telle qu'actuellement reconnue, est généralement séparée en deux groupes que sont les « élapinés » et les « hydrophiinés ». Les études moléculaires supportent généralement bien la monophylie des seconds (Keogh, 1998 ; Slowinski et Keogh, 2000 ; Slowinski et Lawson, 2005 ; Lawson *et al*., 2005), plus variablement celle des premiers (Slowinski *et al*., 1997 ; Slowinski et Keogh, 2000). Ceux-ci sont souvent présentés comme une succession de taxons frères les uns des autres conduisant à des hydrophiinés terminaux (Keogh, 1998 ; Vidal et David, 2004, Vidal et Hedges, 2002 ; Lawson *et al*., 2005), comme cela avait été vu pour la phylogénie des crotales vis à vis des espèces du Nouveau Monde. L'étude la plus récente sur la phylogénie des *Elapinae* (Slowinski et Lawson, 2005) ne permet pas de conclure pour l'une ou l'autre solution, nous considèrerons la monophylie des élapinés comme non-résolue.

Précisons que Kelly *et al*. (2003) sont les seuls à ne pas supporter la monophylie des hydrophiinés, séparant *Hydrophis semperi* de *Laticauda colubrina*. Le fait que cette étude n'ait incorporé que deux représentants de ce groupe, et que l'un d'eux (genre *Laticauda*) ait une position taxonomique reconnue comme instable (*vide infra*) ne devrait pas gêner la reconnaissance du groupe des hydrophiinés en tant que classe.

Cette distinction en deux groupes rejoint presque exactement la proposition faite de séparer la sous-famille selon la morphologie de l'os palatin et des relations avec les os voisins : le groupe des « palatine-erector » correspond au groupe des élapinés et celui des « palatine-dragger » correspond aux groupe des hydrophiinés, à l'exception des genres *Laticauda* et *Parapisthocalamus*, qui ont un os palatin correspondant au type-élapinés (voir par exemple Keogh *et al*., 1998).

III-2-5-1-3 – Classe des « hydrophiinés » (arbre 14)

Les hydrophiinés sont tous répartis dans la région australo-papouasienne, l'Australie étant d'ailleurs la seule région du monde à ne pas être dominée par une faune de « *Colubridae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]). Ils sont notamment unis par deux caractères palatins : perte du processus choanal et extrémité postérieure fourchue de l'os palatin fermant le ptérygoïde (Scanlon et Lee, 2004).

Ils peuvent être divisés selon deux grands schémas : les ovipares *versus* les vivipares, ou les serpents terrestres *versus* les serpents marins. Il semblerait en réalité que la phylogénie de cette classe soit basée à la fois sur ces deux distinctions. Comme le précisent Keogh *et al.* (1998), un consensus existe pour considérer les élapinés australiens vivipares (moins *Pseudechis porphyriacus*) comme un groupe monophylétique, à partir duquel auraient dérivé les vrais serpents marins (tous vivipares, par opposition au genre *Laticauda*). La bibliographie qui a permis la construction de ce consensus est parfaitement détaillée par Keogh *et al.* (1998). Sur le plan morphologique, les serpents terrestres australiens et les serpents marins sont unis par la possession d'écailles subcaudales indivises, alors que les autres serpents australiens et le genre *Laticauda* sont ovipares (sauf *Pseudechis porphyriacus*) et leurs écailles sont divisées (Slowinski *et al*., 1997).

III-2-5-1-3-1 – Serpents ovipares

Un consensus considère la monophylie d'un groupe de serpents australasiens vivipares (incluant les vrais serpents de mer), détaché d'une lignée primitivement ovipare. Comme à l'accoutumée, on devrait s'attendre à trouver une lignée de serpents ovipares constituée d'une succession de taxons frères les unes des autres, conduisant à la classe ovipare terminale.

Cette conformation est particulièrement bien résolue par l'étude morphologique et génétique de Scanlon et Lee (2004), et un certain nombre de ces relations sont retrouvées dans l'étude moléculaire de Keogh *et al*. (1998).

III-2-5-1-3-1-1 – Serpents mélanésiens

Les deux études morphologique (Scanlon et Lee, 2004) et moléculaire (Keogh *et al*., 1998) s'accordent à placer des taxons mélanésiens en position basale des hydrophiinés (le cas particulier de *Laticauda* sera discuté un peu plus loin).

L'étude moléculaire considère assez fortement que le genre monotypique des îles Salomon *Salomonelaps* (*S. par*) est frère de tous les autres serpents, les autres espèces mélanésiennes (*Loveridgelaps elapoides*, *Micropechis ikaheka*, *Ogmodon vitianus* et le genre *Toxicocalamus*), à l'exclusion d'*Aspidomorpus muelleri*, étant sœurs des serpents australiens selon une relation non résolue (Keogh *et al*., 1998).

Scanlon et Lee (2004) soutiennent faiblement la position basale du genre monotypique *Loveridgelaps elapoides*, immédiatement suivi de *Salomonelaps par*. La position basale de ces deux genres monotypiques, soutenue par l'étude moléculaire, est cohérente avec le fait que tous les autres genres australasiens ont en commun l'exclusion de l'écaille temporolabiale du bord de la lèvre (non déterminable pour *Ogmodon* et *Toxicocalamus* du fait de la fusion des écailles temporales ; Scanlon et Lee, 2004).

Les deux études (Keogh *et al*., 1998 ; Scanlon et Lee, 2004) s'accordent également pour dire que le genre monotypique *Ogmodon vitianus* est frère de *Toxicocalamus* (9 espèces) dans ce que Scanlon et Lee (2004) désignent comme la tribu des ***Apisthocalamini***. Cette union est supportée par leur habitus fouisseur et par la perte d'un diastème maxillaire. La position basale de ces deux genres, après la spéciation de *Salomonelaps* et *Loveridgelaps*, est légèrement supportée par le fait que tous les autres serpents sont rassemblés par des os post-orbitaux en forme de L plutôt qu'en forme de cuillère et par la perte complète des processus palatin latéraux (Scanlon et Lee, 2004).

Par contre, la position du genre monotypique *Micropechis ikaheka* diffère dans les deux études : Keogh *et al*. (1998) le considèrent comme basal des serpents australiens (plus *Aspidomorpus muelleri*) parfois associé à *Neelaps calonatus*, alors que Scanlon et Lee (2004) le rapprochent des genres *Demansia* et *Pseudechis* et, dans une moindre mesure, *Pseudonaja* et *Oxyuranus*, pour former une classe des gros hydrophiinés ovipares. Les auteurs (Scanlon et Lee, 2004) précisent toutefois que la nette ressemblance entre *Micropechis* et *Loveridgelaps* suggère que ce genre soit basal des autres radiations australasiennes.

III-2-5-1-3-1-2 – Gros hydrophiinés ovipares

L'étude morphologique (Scanlon et Lee, 2004) et l'étude moléculaire (Keogh *et al*., 1998) supportent très fortement l'association des deux genres *Oxyuranus* (2 espèces) et *Pseudonaja* (7 espèces), correspondant aux gros serpents australiens hautement venimeux et rassemblés dans la tribu des ***Pseudonajini***. Ce groupe est uni par la séparation des écailles nasale et préoculaire, par le contact entre l'écaille pariétale et la postoculaire inférieure, par la réduction des rangées d'écailles postérieures, par la morphologie de leurs hémipénis faiblement fourchus ; l'os préfrontal touche le bord latéral mais pas le bord antérieur de l'os frontal ; la fenêtre optique est encochée dorsalement (Scanlon et Lee, 2004). Cette association est par ailleurs supportée par des données caryologiques et électrophorétiques (voir par exemple Keogh *et al*., 1998 pour la bibliographie correspondante).

La proximité de ces deux espèces est telle dans l'étude moléculaire (Keogh *et al*., 1998) que le genre *Pseudonaja* est souvent rendu polyphylétique par la présence du genre *Oxyuranus*. Cette apparente polyphylie est contredite par la morphologie des hémipénis, qui supporte fortement la monophylie respective de ces deux genres. Elle pourrait être due au fait que les distances génétiques entre les espèces de *Pseudonaja* sont à peines plus faibles qu'entre *Pseudonaja* et *Oxyuranus*.

La monophylie de ces deux genres a été confirmée récemment par Skinner *et al*. (2005) au cours d'une étude portant spécifiquement sur la phylogénie de ces deux genres. Cette étude supporte la position basale de *P. guttata* puis de *P. modesta*, sœur d'un groupe *textilis* dont *P. ingrami* est le taxon basal. L'espèce *P. nuchalis* est nettement polyphylétique, confirmant des données caryologiques précédentes (se reporter à Skinner *et al*., 2005 pour la bibliographie correspondante), avec trois populations principales correspondant à trois

phénotypes reconnus : un phénotype dit « Darwin », frère de *P. inframaculata*, et les deux phénotypes « austral » et « orange à tête noire / tête pâle nuque grise », frères l'un de l'autre. Des preuves de non-interfécondité entre un mâle « Darwin » et une femelle « australe » renforcent la validité de reconnaître ces populations comme des espèces. Aucune proposition taxonomique n'a toutefois été faite par les auteurs (Skinner *et al*., 2005).

Le genre *Oxyuranus* – les très venimeux taïpans – n'est composé que des deux espèces *O. microlepidotus* et *O. scutellatus*. La population néo-guinéenne de *O. scutellatus* est communément vue comme une population endémique (*O. s. canni*), se distinguant très nettement par sa coloration de la population continentale (sous-espèce nominale). Toutefois, Wüster *et al*. (2005b) n'ont pas réussi à séparer les deux sous-espèces (ou dit autrement, la divergence génétique était de 0%) ; les auteurs se sont toutefois refusé à « synonymer » les deux sous-espèces tant ce schéma de couleur est nettement différent.

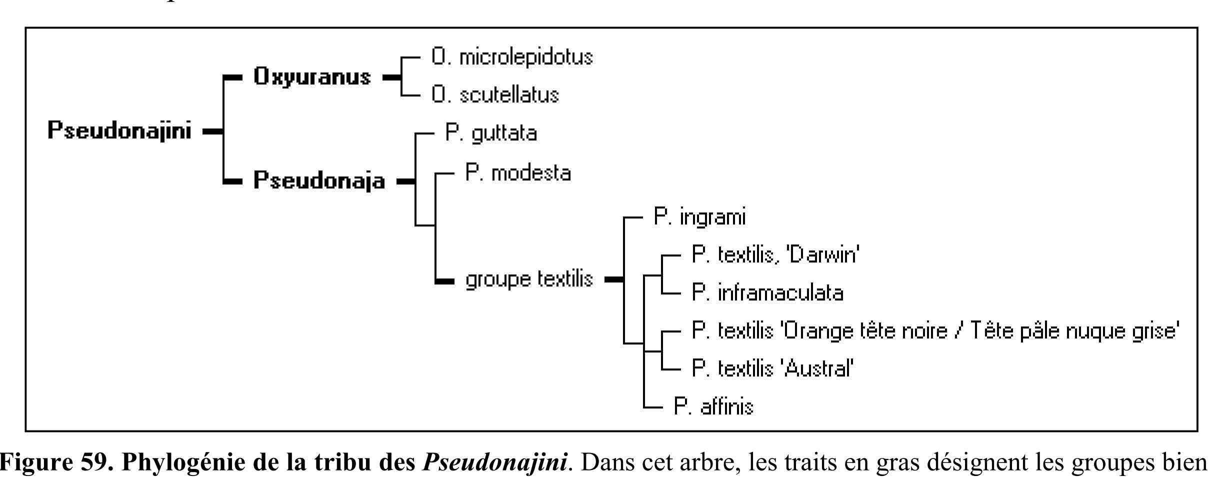


Figure 59. Phylogénie de la tribu des *Pseudonajini*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. L'espèce *Pseudonaja textilis* est nettement diphylétique, et sûrement tritypique, distinction appuyée par la reconnaissance génétique des trois morphotypes principaux de cette espèce. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

Scanlon et Lee (2004) rapprochent les genres *Pseudechis*, *Demansia* et *Micropechis* de la paire *Pseudonaja/Oxyuranus*. Le détail de cette étude montre que le faible support de cette association vient principalement de la partie morphologique de cette étude, l'association étant mieux supportée par la génétique. Une autre analyse de cette même étude associe d'ailleurs *Demansia* à *Aspidomorphus*. L'étude de Keogh *et al*. (1998) retrouve cette association de *Pseudechis* avec la tribu des *Pseudonajini* dans une de leurs analyses, la réfutent dans une autre et ne la résolvent pas dans la troisième. Les données manquent donc pour s'assurer des associations entre ces taxons.

La phylogénie des six espèces du genre *Pseudechis* a été explorée il y a 20 ans par Mengden *et al*. (1986) au cours d'une étude à la fois morphologique, électrophorétique et caryologique. Il ressort de cette étude la phylogénie suivante : (*porphyriacus* ((*australis*, *butleri*) (*guttatus* (*colletti*, *papuanus*)))). Beaucoup plus récemment, Wüster *et al*. (2005b) ont confirmé en très grande partie cette phylogénie, n'échangeant les places que des espèces *papuanus* et *guttatus*. La différence entre les deux études peut venir de données incomplètes sur *P. papuanus* dans l'étude de Mengden *et al*. (1986).

En revanche, cette étude (Wüster *et al*., 2005b) valide la proposition de création de deux nouvelles espèces (*pailsei* et *rossignolii*), présentant de grandes divergences génétiques entre elles, et entre elles et *P. australis* desquelles elles sont rapprochées. Toutefois, le fait que ces deux espèces soient incluses dans le genre *Pseudechis* rejette la validité de la création du nouveau genre *Pailsus* pour elles, celui-ci étant donc « synonymé » à *Pseudechis* (Wüster *et al*., 2005b).

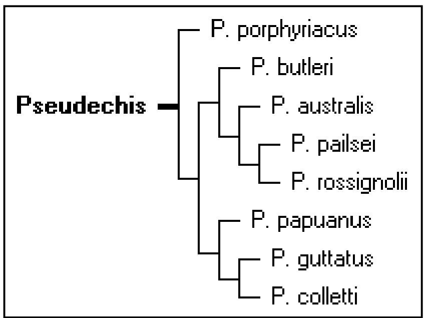


Figure 60. Phylogénie du genre *Pseudechis*. Cet arbre présente la phylogénie de ce genre telle que l'ont trouvé Wüster *et al*. (2005) par comparaison des gènes *cyt b* et codant pour ND4. Aucune association n'a été considérée ici comme bien supportée étant donné que cette étude est la seule portant sur ce genre. Cette étude valide le statut d'espèce pour *P. palsei* et *P. rossignolii*, mais réfute leur inclusion au nouveau genre *Pailsus*.

III-2-5-1-3-1-3 – Petits hydrophiinés ovipares

Scanlon et Lee (2004) supportent faiblement la validité d'une classe comprenant de petits serpents ovipares, principalement cryptiques et nocturnes. Ceux-ci sont séparés en trois groupes successifs formés de la paire *Aspidomorphus/Cacophis*, de la paire *Glyphodon/Furina*, et d'une classe rassemblant les genres *Neelaps*, *Vermicella*, *Brachyurophis*, *Simoselaps* et *Antaioserpens* (ce dernier groupe correspond à une classe de petits serpents à l'habitus fouisseur). La polyphylie du genre *Neelaps* a été constatée par les deux analyses de Keogh *et al.* (1998) et de Scanlon et Lee (2004) ; les deux études ne sont toutefois pas d'accord sur les relations de ce genre, ni même sur l'espèce qui diverge. Par contre, la monophylie du genre *Simoselaps* est soutenue (Keogh *et al*., 1998 ; Scanlon et Lee, 2004).

Cette organisation est cohérente avec celle proposée sur la seule base de critères morphologiques par Scanlon (2003). En particulier, *Demansia* et *Aspidomorphus* se partagent le plus grand nombre de dents maxillaires des *Elapinae*, ont un processus ectoptérygoïde (médial) allongé et, dans la majorité des espèces, la région suborbitale est extrêmement réduite dorsoventralement et flexible. La classe regroupant les genres *Glyphodon, Furina, Neelaps* et *Simoselaps* est quant à elle reconnue sur la base des écailles nasale et deuxième supralabiale séparées de la préoculaire, d'une surface ventrale blanche, d'écailles dorsales très brillantes et des yeux sombres. *Glyphodon* se détache des 3 autres par l'absence des caractères suivants : articulation des os postorbitaux avec le pariétal ; écaille frontale parfois en contact avec la préoculaire (caractère rare à occasionnel, mais jamais observé chez *Glyphodon* ni aucun autre genre d'élapidés) ; tête noire et taches de la nuque contrastant avec la couleur du dos, et séparées par un point ou une barre pâle distincte ; et motif dorsal réticulé, chaque écaille ayant trois pigments différents (extrémité noire, point jaune basal et zone intermédiaire rouge). *Cacophis*, au contraire, a un contact entre préoculaire et deuxième labiale (et le plus souvent, la nasale), des ventrales fortement pigmentées, des écailles moins brillantes, des yeux pâles, un postorbital sans mouvement antéropostérieur, une coloration occipitale et dorsale identiques, un point pâle sur les écailles dorsales par ailleurs uniformément colorées (Scanlon, 2003).

Cette classe est retrouvée dans l'analyse qui associait le groupe des gros serpents ovipares (Keogh *et al.*, 1998), mais n'est que peu résolue dans les deux autres analyses de cette étude. Le genre *Aspidomorphus* y est lié au genre *Demansia*, comme le proposait l'analyse alternative de Scanlon et Lee (2004) et comme proposé dans un certain nombre d'études moléculaires et morphologiques plus anciennes (se reporter à Scanlon et Lee, 2004 pour la bibliographie correspondante). Les diverses analyses alternatives proposées par Keogh *et al*. (1998) associent entre eux divers taxons de ces trois groupes (*Vermicella/Furina*, *Vermicella/Cacophis*).

La phylogénie des quatre petites espèces nocturnes et saurophages du genre *Cacophis*, déduite de la précédente étude de Scanlon (2003) est (*squamulosus* (*harriettae* (*churchilli*, *krefftii*))). En tant que seule étude sur la phylogénie de ce genre, nous considèrerons pour le moment cette phylogénie comme la plus probable.

Encore une fois, les données manquent pour s'assurer des relations phylogénétiques de ce groupe. Toutefois, il est intéressant de remarquer que Scanlon et Lee (2004) placent ce groupe des petits ovipares comme sœur des serpents vivipares, en accord avec le rapprochement de *Notechis* (inclus dans l'analyse des serpents ovipares pour représenter les serpents vivipares) avec le genre *Cacophis* (+/- *Vermicella*) notamment dans l'étude de Keogh *et al*. (1998). Si les relations au sein de ces petits serpents ovipares demandent des études supplémentaires pour être éclaircies, les associations des serpents vivipares semblent être dirigées vers ce groupe.

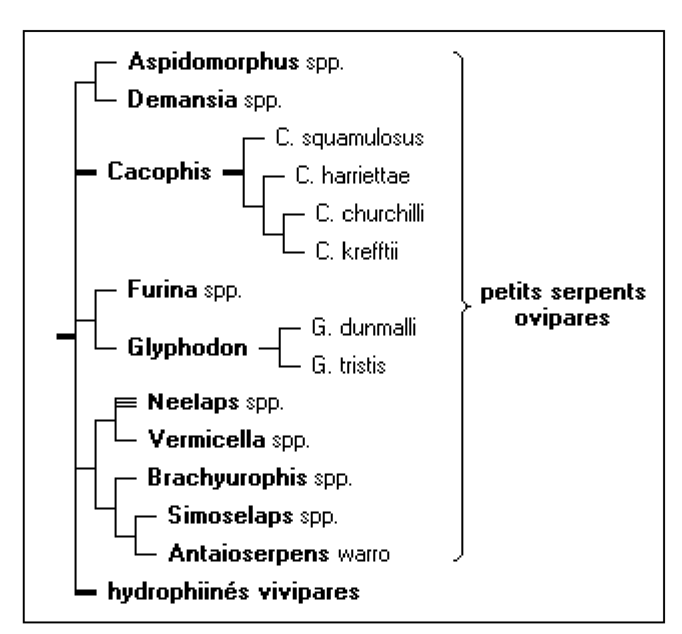


Figure 61. Phylogénie des petits hydrophiinés ovipares, et relations avec les taxons vivipares. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Les relations au sein au sein des petits hydrophiinés sont globalement assez peu résolues, même si certains regroupements semblent se détacher. La phylogénie proposée pour les petites espèces fouisseuses (genres *Neelaps, Vermicella, Brachyurophis, Simoselaps, Antaioserpens*) n'est que très peu supportée et sera sûrement corrigée dans l'avenir. Les limites des genres de de sous-groupe sont assez mal définies, en particulier pour le genre *Neelaps*, polyphylétique. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-5-1-3-1-4 – <u>Genre *Laticauda*</u>

La position du genre *Laticauda* a longtemps été sujette à discussion. Il a été variablement traité comme « *Colubridae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]), comme « *Hydrophiidae* » (ensemble ne comprenant que les serpents marins), parfois séparé comme sous-famille de ces serpents marins (« *Laticaudinae* ») ou des « *Elapidae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D] ; la famille se composait alors des trois sous-familles des « *Elapinae* », des « *Hydrophiinae* » et des « *Laticaudinae* »), ou encore comme une famille distincte (« *Laticaudidae* ») (voir notamment Heatwole *et al.*, 2005). Le genre était plus particulièrement lié aux élapinés dans le groupe des « palatine-erector ». Les études supportent actuellement bien son inclusion au sein des hydrophiinés (Slowinski *et al.*, 1997 ; Keogh *et al.*, 1998 ; Keogh, 1998 ; Slowinski et Keogh, 2000 ; Scanlon et Lee, 2004).

Keogh *et al.* (1998) supportent fortement l'association du genre *Laticauda* au sein du genre *Pseudechis* comme sœur de *P. australis*, ce qui contredit ce que l'on sait de l'évolution de ces groupes. Il est intéressant de remarquer que quand le genre *Pseudechis* est retiré de l'« ingroup », le genre *Laticauda* s'associe invariablement avec les serpents terrestres mélanésiens, ce qui est beaucoup plus cohérent sur le plan géographique et morphologique (Keogh *et al.*, 1998). Les auteurs précisent qu'ils regardent cette association avec un grand scepticisme.

Au contraire, la position basale du genre *Laticauda* est en accord avec d'autres observations (Keogh, 1998 ; Slowinski *et al.*, 1997), plus particulièrement avec Scanlon et Lee (2004) : ceux-ci font de *Laticauda* le genre basal de tous les hydrophiinés, ce qui correspond à une classe « palatine-dragger » monophylétique ; ce groupe est par ailleurs uni par un nombre important de dents maxillaires et la perte du foramen dans le processus palatin latéral (Scanlon et Lee, 2004). Notons que cette distinction renvoie à la reconnaissance par Ineich (1995) de la sous-famille des *Laticaudinae*.

Précisons pour finir que l'association de *Laticauda* avec *Pseudechis* a été retrouvée par Slowinski et Keogh (2000). Le genre *Laticauda* n'est en revanche jamais associé aux autres serpents marins, dits vrais serpents de mer.

Une revue morphologique très complète (Heatwole *et al.*, 2005) a permis de préciser une partie des relations de ce genre, qui compte actuellement 6 espèces. Un consensus rapproche bien les deux espèces *L. laticaudata* et *L. crockeri*, les deux espèces *L. semifasciata* et *L. schistorhynchus* formant une autre paire bien reconnue. Toutefois, aucune de ces paires n'occupe une position privilégiée vis à vis du complexe *colubrina*. Au sein de ce complexe, les auteurs (Heatwole *et al.*, 2005) distinguent très nettement les deux espèces *L. saintgironsi* et *L. frontalis*, bien identifiées morphologiquement ; par ailleurs, des preuves ont été données de l'indépendance reproductive des espèces *colubrina* et *frontalis* (sympatriques dans la région de Vanuatu).

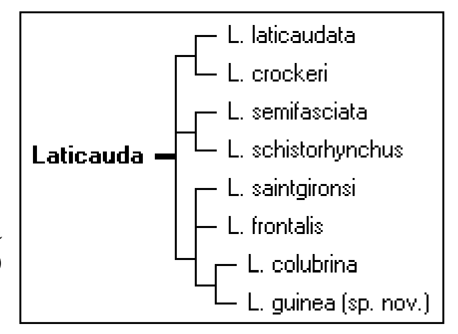


Figure 62. Phylogénie du genre *Laticauda*. Cet arbre présente la phylogénie de ce genre telle que l'ont trouvé Heatwole *et al.* (2005) par comparaison morphologique.

Au sein de l'espèce *L. colubrina* restante, de grandes variations morphologiques sont observées sur l'ensemble de l'aire de répartition géographique. Quatre groupes peuvent ainsi être reconnus. Mais les auteurs (Heatwole *et al*., 2005) se refusent, sur la seule base de cette étude, à les considérer sur un plan taxonomique. En revanche, la population du sud de la Papouasie se détache nettement du reste de l'espèce et est décrite comme une nouvelle espèce, *Laticauda guinea* sp. nov. Celle-ci se distingue de *L. colubrina*, dont elle est la plus proche, par un plus grand nombre de bandes sombres (au moins 47) et claires le long du corps et de la queue et par des bandes plus étroites. Se reporter à Heatwole *et al*. (2005) pour de plus amples détails sur ce genre et cette nouvelle espèce.

III-2-5-1-3-2 – Serpents vivipares (arbre 15)

Les hydrophiinés vivipares regroupent aussi bien des serpents australiens terrestres que les vrais serpents de mer (terme à considérer par opposition au genre *Laticauda*). Ses origines sont assez floues, mais ce groupe semble prendre naissance auprès des petits serpents ovipares (partie III-2-5-1-3-1-3). De même, la phylogénie de ce groupe est loin d'être aussi bien résolue que celle des *Viperidae*, même si un certain nombre de groupes semblent se distinguer.

III-2-5-1-3-2-1 – Groupe *Notechis*

Un des groupes d'*Elapinae* les plus unanimement reconnus est constitué par les genres *Austrelaps, Paroplocephalus, Hoplocephalus, Tropidechis* et *Notechis*, auxquels se rajoute l'espèce *Drysdalia coronoides* ; cet ensemble est appelé groupe *Notechis*. Il est notamment assez bien supporté dans les deux études de Keogh *et al*. (1998) et de Scanlon et Lee (2004). Ces derniers décrivent un certain nombre de caractères les unissant, l'argument principal étant une unité caryologique.

Au sein de ce groupe, l'association des genres *Notechis* et *Tropidechis* est fortement supportée et le genre *Drysdalia* occupe une position basale (Keogh *et al*., 1998, 2000 ; Scanlon et Lee, 2004). Keogh *et al.* (2000) supportent fortement l'association d' *« Echiopsis » atriceps* avec *Hoplocephalus bungaroides*, à l'exclusion de l'espèce type *Echiopsis curta*, ce qui a donné lieu à la création du nouveau genre *Paroplocephalus* pour cette espèce (*P. atriceps*, monotypique). Cette association a été confirmée ensuite par Scanlon et Lee (2004).

La phylogénie du genre *Hoplocephalus* a récemment été revue par Keogh *et al*. (2003) dans le cadre d'une étude visant à la conservation de ce genre tritypique menacé. Ce genre arboricole se détache morphologiquement bien de tous les autres hydrophiinés : écailles ventrales très larges et avec une quille très prononcée, tête angulaire. Ceci explique sans doute qu'il est le seul genre australien dont la taxonomie n'ait pas été modifiée ces cinquante dernières années. Cette étude (Keogh *et al*., 2003) supporte la relation entre *H. stephensii* et *H. bungaroides*, plaçant *H. bitorquatus* en position basale. Ceci est cohérent avec le rapprochement de cette dernière espèce des genres *Notechis* et *Tropidechis* par un mode de vie riverain et un régime constitué de grenouilles. Les deux autres espèces se sont spécialisées dans un environnement plus arboricole, se nourrissant de lézards et de petits mammifères. Notons que les genres *Notechis* et *Tropidechis* ont parfois tendance à devenir arboricoles (Keogh *et al*., 2003).

Deux espèces sont actuellement reconnues au genre *Notechis* (*N. scutatus* espèce type, et *N. ater*). Par ailleurs, un certain nombre de sous-espèces sont reconnues, notamment sur les nombreuses îles au sud du continent australien. Ces sous-espèces ne sont toutefois pas distinguables morphologiquement (voir Keogh *et al*, 2005). Une étude génétique récente (Keogh *et al*., 2005) montre que les différences génétiques observées dans ce genre sont très faibles (de l'ordre de 1.4% entre les populations d'Australie Occidentale et les autres populations du sud-est du pays, et de seulement 0.38% au sein de ce groupe, qui contient des formes naines aussi bien que des formes géantes). L'absence de démarcation génétique nette entre ces sous-espèces, et la démarcation morphologique plus ou moins arbitraire entre les deux espèces, ont conduit les auteurs (Keogh *et al*., 2005) à considérer ce genre comme monotypique, uniquement formé de l'espèce type *N. scutatus*.

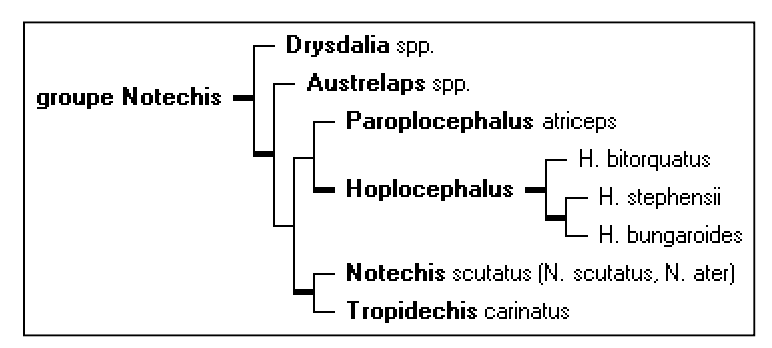


Figure 63. Phylogénie du groupe *Notechis*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. La validité de l'inclusion de l'espèce *atriceps*, anciennement attribuée au genre *Echiopsis*, dans le genre monotypique *Paroplocephalus* est parfaitement supportée. Le genre *Notechis* est maintenant monotypique par la synonymie de *N. ater* avec l'espèce type *N. scutatus*. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-5-1-3-2-2 – Genre *Hemiaspis*

Le groupe *Notechis* est également retrouvé par Keogh *et al*. (2000), qui lui associent en plus le genre *Hemiaspis*, modérément relié à *Drysdalia coronoides*. La situation de ce genre n'est pas résolue par Scanlon et Lee (2004). Ses relations sont très variables dans l'étude de Keogh *et al*. (1998) : frère du groupe *Notechis*, de tous les serpents sans le groupe *Notechis*, d'*Echiopsis* ou du trio *Echiopsis/Denisiona/Acantophis*. Par ailleurs, quand l'espèce marine *Hydrophis darwiniensis* est incorporée à l'étude, le genre *Hemiaspis* l'accepte comme taxon frère. La vision la plus prudente consiste donc à considérer ses relations comme non résolues.

En revanche, sa monophylie est bien confirmée (Keogh *et al*., 1998 ; Scanlon et Lee, 2004). Elle avait été remise en doute par les fortes divergences de morphologie externe, d'habitat, de caryomorphes, de séquences génétiques et de morphologie des hémipénis entre ses deux espèces *H. signata* et *H. dameli* (Scanlon et Lee, 2004).

III-2-5-1-3-2-3 – Groupe *Rhinoplocephalus*

Un autre groupe est bien identifié, le groupe *Rhinoplocephalus*, formé des genres *Cryptophis*, *Rhinoplocephalus*, *Parasuta* et *Suta*, ainsi que du genre *Elapognathus*, basal (Keogh *et al*., 1998, 2000 ; Scanlon et Lee, 2004). La meilleure synapomorphie de ce groupe concerne la morphologie de l'os vomer (Scanlon et Lee, 2004). Keogh *et al*. (2000) avaient montré la polyphylie du genre *Drysdalia*, l'espèce *coronata* étant reliée au genre alors monotypique *Elapognathus minor*. Ceux-ci avaient alors incorporé cette espèce coronata au genre *Elapognathus*, celui-ci devenant ainsi ditypique (*E. minor* et *E. coronatus*, ce genre

étant masculin). Cette association a été confirmée par Scanlon et Lee (2004). *Cryptophis* est bien supporté en position basale des genres restants (Scanlon et Lee, 2004).

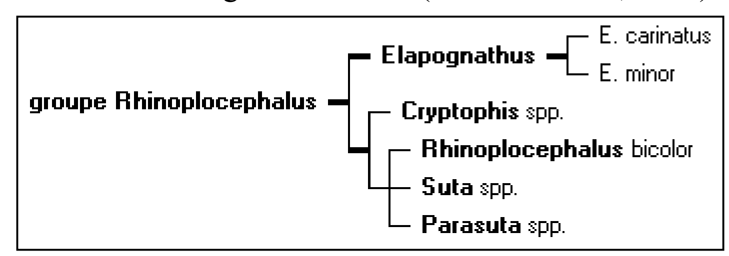


Figure 64. Phylogénie du groupe *Rhinoplocephalus*. Dans cet arbre, les traits en gras désignent les groupes bien supportés. Se référer au texte pour les détails de l'établissement de cette phylogénie et pour la bibliographie associée.

III-2-5-1-3-2-4 – <u>*Acantophis, Denisiona, Echiopsis*</u>

Les trois derniers genres d'hydrophiinés vivipares terrestres partagent une morphologie (et, par certains aspects, une écologie) qui se rapproche de celles des *Viperidae*, famille d'ailleurs absente du continent australien. La paire formée des genres *Echiopsis* et *Acantophis* est bien supportée dans les études de Keogh *et al*. (1998) et de Scanlon et Lee (2004). Keogh *et al*. (1998) lui associent le genre *Denisiona*, en ne résolvant toutefois pas les relations entre ces trois genres. Scanlon et Lee (2004) ne résolvent pas la position de ce troisième genre. Keogh *et al*. (2000) considèrent pour leur part le genre *Echiopsis* comme basal du groupe *Notechis*, le genre *Denisiona* comme basal du groupe *Rhinoplocephalus* et *Acantophis* comme basal de ces deux groupes. Précisons que cette position basale du genre *Acantophis* a été proposée notamment par certaines analyses de Keogh *et al*. (1998).

Wüster *et al*. (2005b) ont récemment revu la phylogénie du genre *Acantophis*. La distinction entre ces espèces n'est pas toujours évidente, et un certain nombre des spécimens de cette étude ne sont identifiés que par la localité de l'haplotype. Wüster *et al*. (2005b) montrent ainsi que les populations néo-guinéennes de ce genre ne peuvent pas être vues comme conspécifiques des espèces continentales *A. antarcticus* ou *A. praelongus* comme on le pensait, ces populations insulaires étant très distinctement séparées en deux classes. La première forme un ensemble endémique de Nouvelle-Guinée, détaché en position basale du genre (mais faible support statistique, nous les considèrerons donc comme non résolues en position basale), auquel les auteurs (Wüster *et al*., 2005b) suggèrent de référer sous le nom de complexe *A. laevis*. L'autre population néo-guinéenne, divergente de la première à hauteur d'environ 9%, se groupe avec les populations du nord de l'Australie, qui ne sont ni *A. praelongus*, ni *A. antarcticus* ; les auteurs suggèrent de référer à eux comme du complexe *A. rugosus*. Ce dernier est frère de *A. hawkei*, avec en position basale les paires *A. praelongus/A. antarcticus* puis *A. pyrrhus/ A. wellsi* (Wüster *et al*., 2005b).

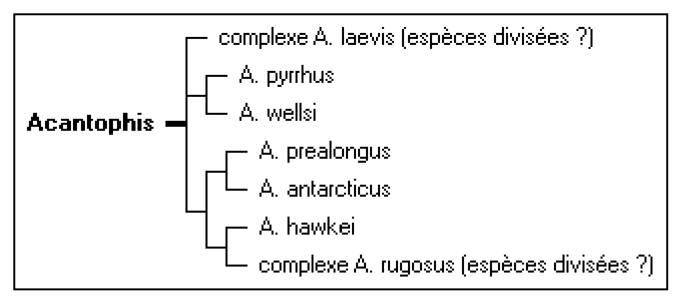


Figure 65. Phylogénie du genre *Acantophis*. Cet arbre présente la phylogénie de ce genre telle que l'ont trouvé Wüster *et al*. (2005) par comparaison des gènes *cyt b* et codant pour ND4. Aucune association n'a été considérée ici comme bien supportée étant donné que cette étude est la seule portant sur ce genre. Les auteurs ne se sont pas prononcés sur la séparation des complexe *A. laevis* et *A. rugosus* en plusieurs espèces.

III-2-5-1-3-2-5 – Vrais serpents de mer

Le dernier groupe d'hydrophiinés vivipares est constitué par les vrais serpents de mer. Les relations de ce groupe ont plusieurs fois évolué, jusqu'à ce qu'il soit rapproché des *Elapinae* australiens (dits « hydrophiinés ») sur la base de la morphologie du palais (en particulier, l'absence des processus choanal et maxillaire de l'os palatin ; Rasmussen, 1997).

De nombreux critères morphologiques ont permis la distinction de différents groupes, notamment des groupes *Aipysurus* (*Aipysurus, Emydocephalus, Ephalophis*), groupe *Hydrelaps* (formé par ce seul genre) et groupe *Hydrophis* (tous les autres genres), séparés sur la base du schéma de leurs écailles, de l'anatomie vertébrale, de la musculature des glandes à venin et de la morphologie du crâne. Des critères supplémentaires ont permis la création ou la disparition d'un certain nombre de genres, ainsi que de nombreux changements taxonomiques (revus en détail par Rasmussen, 1997).

Un consensus existe aujourd'hui pour reconnaître 3 groupes de serpents marins. Le genre *Laticauda*, considéré de longue date comme à part, forme effectivement, seul, un groupe séparé. Il se distingue notamment de tous les autres serpents marins (dits vrais serpents de mer) par un hémipénis avec des calices en forme de coupe, un sillon spermatique fourchu dans cette région calyculée, une glande à venin dont l'extrémité postérieure se coude vers le bas derrière le coin de la bouche, et un maxillaire et un ptérygoïde joints par une articulation universelle (c'est-à-dire pouvant accepter des mouvements dans tous les plans). Au sein de ces vrais serpents de mer, le groupe *Aipysurus* est formé des deux genres *Aipysurus* et *Emydocephalus*, et le groupe *Hydrophis* regroupe tous les autres (Rasmussen, 1997).

Notons par ailleurs que la queue allongée et aplatie latéralement est une propriété privée des serpents marins (incluant *Laticauda*), qui n'est retrouvée dans aucun autre groupe (y compris les groupes aquatiques tels que les *Homalopsidae*). Toutefois, un examen rapproché de sa structure montre qu'elle est apparue par convergence chez le genre *Laticauda* et chez les vrais serpents de mer. Quatre grands groupes sont ainsi définis sur la base de la longueur respectives des processus vertébraux, observés à mi-longueur de la queue : (1) pleurapophyses et haemapophyses de même longueur, chacune aussi longue que le diamètre vertébral, haemapophyses très larges à l'extrémité terminale → genres *Parahydrophis, Ephalophis* ; (2) pleurapophyses et haemapophyses allongées, au moins 1.5 fois plus longues que le diamètre vertébral, mais haemapophyses plus grandes, et pas plus large à leur base qu'à leur extrémité → *Aipysurus, Emydocephalus* ; (3) seules les pleurapophyses sont allongées, aussi longue que le diamètre vertébral, haemapophyses très courtes → *Hydrelaps*, reste du groupe *Hydrophis* ; (4) pleurapophyses et haemapophyses évoluées, mais les premières sont plus longues, environ la taille de la vertèbre. Ce dernier type est retrouvé chez certains élapidés australiens terrestres en même temps que dans le genre *Laticauda*.

Cette distinction des serpents marins a récemment été confirmée par Scanlon et Lee (2004) qui placent le genre *Laticauda* en position basale des hydrophiinés, les groupes *Aipysurus* et *Hydrophis*, bien identifiés, formant un ensemble monophylétique des vrais serpents de mer (tribu des *Hydrophiini*) au sein des hydrophiinés vivipares. On regrettera cependant l'absence d'étude phylogénétique moléculaire détaillée sur ces serpents marins.

La conclusion à cette partie sur la phylogénie des hydrophiinés sera faite sous-forme d'une critique. Un certain nombre d'associations ont été identifiées dans un petit nombre d'études. Toutefois, très peu d'entre elles peuvent être vues comme des certitudes, voire même comme des faits unanimement reconnus du fait du petit nombre d'études trouvées sur la phylogénie de ce groupe relativement vaste et varié. En particulier, à ma connaissance, et à l'heure où j'écris ces lignes, aucune étude moléculaire portant spécifiquement sur la phylogénie des serpents marins n'a été encore menée.

Mais ceci n'est pas le seul élément en cause. En effet, les études moléculaires semblent s'accorder sur le fait que la radiation des *Elapinae* australo-papouasiens s'est faite il y a longtemps et sur une brève période, ce qui peut expliquer la grande difficulté de résolution de la phylogénie de ces hydrophiinés. Ainsi, les distances génétiques calculées entre les espèces sont à peine plus petites que les distances intergénériques pour la majorité des genres, ces données étant supportées par des éléments archéologiques (voir notamment la discussion de Keogh *et al.*, 1998).

Les associations reportées dans les arbres 13 et 14 figurant en annexe sont donc très rarement bien supportées, et ne doivent pas être vues comme autre chose qu'une synthèse préliminaire de la phylogénie de ces serpents.

III-2-5-1-4 – Groupe des élapinés

Si la monophylie des hydrophiinés a reçu un bon support morphologique et génétique, en plus de correspondre à une réalité géographique, la monophylie des *Elapinae* américains, africains et asiatiques est moins certaine. Ceux-ci seront toutefois étudiés dans une même partie, par convention vis à vis de ces groupes communément reconnus.

Très peu d'études spécifiques ont été trouvées sur ce groupe des élapinés, qui comprend pourtant des formes venimeuses de grand intérêt médical, tels que les serpents corail, les cobras ou les bungares. En particulier, peu de groupes sont unanimement reconnus comme monophylétiques et l'ordre de succession des groupes est très mal connu. Keogh (1998) soulève le problème que toutes les études précédentes, tant morphologiques que moléculaires, n'ont abouti à aucun consensus pour savoir qui des serpents corail ou des cobras formait la radiation basale des élapinés (voir Keogh, 1998 pour la bibliographie correspondante).

III-2-5-1-4-1 – Serpents corail

Les serpents corail forment l'ensemble le mieux reconnu au sein des élapinés. Ce groupe se compose des genres américains *Micrurus* et *Micruroides* et des genres asiatiques *Calliophis* et *Hemibungarus* ([D]). La monophylie de cet ensemble est admise dans la majorité des analyses moléculaires (Keogh, 1998 ; Slowinski et Keogh, 2000 ; Slowinski et Lawson, 2005 ; Slowinski *et al.*, 2001 ; Kelly *et al.,* 2003 ; Lawson *et al.*, 2005), seulement contredite par Highton *et al.* (2002) et par Pinou *et al.* (2004) qui éloignent le genre *Micrurus* du genre *Micruroides* ; ces deux études n'ont toutefois incorporé qu'un faible nombre de représentants de la sous-famille (respectivement 6 et 5), et ces relations ne sont pas bien supportées statistiquement. Par ailleurs, le groupe américain est bien identifié, le genre *Micruroides* étant frère du genre *Micrurus* (Slowinski et Keogh, 2000 ; Kelly *et al.*, 2003 ; Slowinski *et al.*, 2001).

III-2-5-1-4-1-1 – Serpents corail asiatiques

Les relations des serpents corail asiatiques sont moins certaines. Quatre groupes leurs sont reconnus : un groupe représentant l'ancien genre « *Maticora* » (*vide infra*) avec les espèces *bivirgata, intestinalis, maculiceps* et *nigrescens* ; un groupe formé par le genre monotypique *Hemibungarus* (*H. calligaster*) ; et le genre *Calliophis*, scindé en un groupe tropical (*C. bibroni, C. gracilis, C. melanurus, C. beddomei*) et un groupe septentrional (*C. hatori, C. japonicus, C. kelloggi, C. macclellandi, C. sauteri*). Ces derniers sont généralement reconnus comme proches des serpents corail du Nouveau Monde. Dans une récente étude sur la phylogénie morphologique et génétique de ces serpents, Slowinski *et al*. (2001) confirment la validité de ces groupes, en identifiant trois classes morphologiques assez nettes.

La première est constituée d'une classe tropicale asiatique (espèces *beddomei, bibroni, bivirgata, gracilis, intestinalis, maculiceps, melanurus, nigrescens*). La validité de ce groupe est supportée par l'acquisition d'une écaille temporale simple et allongée, une glande de Harder naissant au niveau du muscle adducteur externe superficiel de la mandibule, et par une extension postérodorsale de cette même glande. Par ailleurs, la monophylie du genre *Maticora* est supportée par la réduction de 7 à 6 supralabiales, le prolongement de la glande à venin postérieurement dans le corps, le prolongement de l'extension postérieure de la glande de Harder, la perte des dents maxillaires en arrière des crochets, le rétrécissement de l'articulation maxillo-ectoptérygoide, le développement d'un long processus choanal, et le raccourcissement du ptérygoide (Slowinski *et al*., 2001).

Le deuxième groupe morphologique rassemble les *Calliophis* septentrionaux tropicaux et subtropicaux (espèces *hatori, japonicus, kelloggi, macclellandi, sauteri*) auxquels se joignent les serpents américains ; le genre *Micruroides* est placé en trichotomie entre le genre *Micrurus* et les espèces asiatiques. La monophylie de cet ensemble est supportée par une double origine pour le muscle adducteur superficiel externe de la mandibule, un hémipénis uniformément épineux, la perte de l'os postorbital et la présence d'une poche à la base des hémipénis. Dans ce groupe, la monophylie des serpents asiatiques est supportée par le développement d'un pli médial bordant ces poches basales et par la présence d'une épine caudale sclérifiée et protubérante utilisée dans les comportements défensifs. La monophylie du genre *Micrurus* est supportée par l'inflexion postéroventrale de la glande à venin (Slowinski *et al*., 2001).

L'espèce philippine *calligaster* se détache de ces deux groupes, supportant la validité du genre monotypique *Hemibungarus* pour elle. L'étude moléculaire confirme ces ensembles, en rassemblent la paire *Micrurus/Micruroides* avec un groupe monophylétique de *Calliophis* septentrionaux, à l'exclusion du genre *Maticora* (Slowinski *et al*., 2001). Des résultats similaires ont été trouvés par Slowinski et Keogh (2000) et par Slowinski et Lawson (2005).

Le genre *Calliophis* est donc à la fois polyphylétique par la position des serpents septentrionaux rapprochés des serpents américains, et paraphylétique par la présence du genre *Maticora*. Au vu de ces observations, les auteurs (Slowinski *et al*., 2001) ont revu la taxonomie des serpents corail : le genre *Maticora* est « synonymé » au genre *Calliophis* (espèces *beddomei, bibroni, bivirgatus, gracilis, intestinalis, maculiceps, melanurus, nigrescens*) ; l'espèce philippine est confirmée dans le genre monotypique *Hemibungarus* ; le genre *Sinomicrurus* gen. nov. est créé pour les espèces liées aux serpent corail américains (d'où son nom, signifiant littéralement « *Micrurus* chinois »). Ce genre comprend les espèces *hatori, japonicus, kelloggi, macclellandi* et *sauteri*.

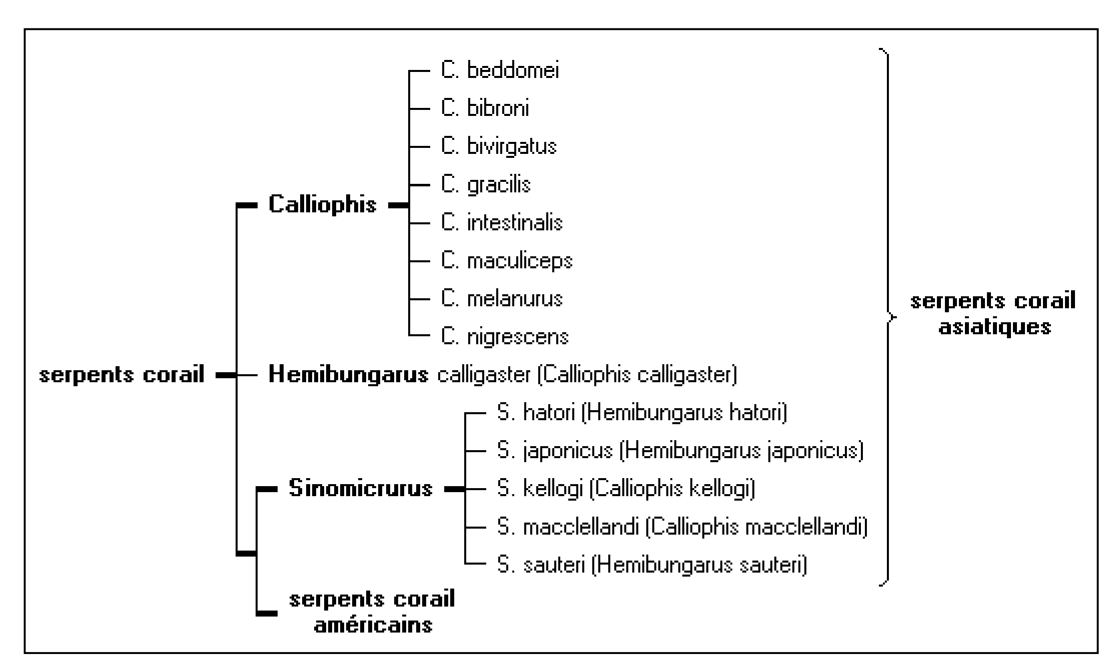


Figure 66. Relations entre les espèces de serpents corail asiatiques. Les serpents corail asiatiques sont polyphylétiques, le genre *Sinomicrurus*, récemment formé à partir d'espèces des genres *Calliophis* et *Hemibungarus*, étant frère des serpents du Nouveau Monde. Ainsi redéfini, le genre *Hemibungarus* devient monotypique, consitué de l'espèce *calligaster* (anciennement *Calliophis*). Se référer au texte pour plus de détails et pour les références bibliographiques correspondantes.

III-2-5-1-4-1-2 – Serpents corail américains (arbre 16)

Un consensus sur la phylogénie des serpents corail américains a été proposé par Gutberlet et Harvey (2004). Toutes les espèces n'y sont pas, un certain nombre d'entre elles n'ayant jamais été décrites dans le cadre d'une étude phylogénétique. Toutefois, ce consensus proposé correspond à la phylogénie la plus solide que l'on puisse actuellement proposer pour ce groupe. Un certain nombre de relations n'y sont pas résolues. En particulier, les relations terminales au sein des serpents corail dits triades (dont la coloration est formée par la répétition d'un motif à trois couleurs rouge/orange, blanc/jaune et noir) à queue courte sont parfois incohérentes entre les études de Slowinski (1995) et de da Silva et Sites (2001).

A ce consensus, on peut préciser que l'association (*altirostris* (*baliocoryphus*, *pyrrhocryptus*)) est supportée (faiblement) par l'étude génétique de da Silva et Sites (2001) et est en accord avec des données morphologiques, ces trois espèces (avec *M. tricolor*) ayant été rapprochées. Ces mêmes auteurs précisent que *M. isozonus* avait été rapproché morphologiquement de *M. spixii*, cette paire ayant elle-même été rapprochée de *M. frontalis* sur la base de données hémipéniennes et ostéologiques (se référer à da Silva et Sites, 2001 pour la bibliographie correspondante).

Par ailleurs, dans leur description de la nouvelle espèce *M. tamaulipensis*, Lavin-Murcio et Dixon (2004) montrent qu'elle est très proche de *M. tener* (morphologiquement et géographiquement), dont elle ne diffère que par l'absence d'anneau jaune sur la tête autour de la suture pariétale, la présence d'une cape noire qui s'étend sur 4 à 6 écailles de longueur en arrière des écailles pariétales, par la couleur noire du menton et de la gorge, avec occasionnellement des marques rouges ou oranges sombres, et par une queue tricolorée en blanc, jaune et rouge ; les auteurs ne doutent pas que ces deux espèces soient sœurs l'une de l'autre.

Enfin, Passos et Fernandes (2005) ont récemment revu le statut de l'espèce *M. surinamensis* et de ses deux sous-espèces *M. s. surinamensis* (bassin de l'Amazone) et *M. s. nattereri* (bassin de l'Orénoque). Leur étude révèle que ces deux populations, allopatriques, se distinguent sans ambiguïté possible par le nombre d'écailles ventrales (180-195 *versus* 157-174 mâles, 193-215 *versus* 168-187 femelles, respectivement pour ces deux espèces ; noter l'absence de recouvrement des valeurs) et par l'extension des écailles supratemporales et la morphologie de l'os pariétal. Ceci justifiait pour les auteurs (Passos et Fernandes, 2005) l'élévation de ces deux sous-espèces au rang d'espèces. Rien n'est dit de leur statut phylogénétique, mais il semble évident qu'elles sont mutuellement sœurs.

Toutes ces relations sont résumées dans l'arbre 16 figurant en annexe.

III-2-5-1-4-2 – Cobras

Le terme de cobra est largement utilisé dans les publication scientifiques et non scientifiques, faisant dans ce dernier cas principalement référence aux genres *Naja*, symbole du cobra dans l'acceptation la plus restreinte du terme, et *Ophiophagus*, dont le seul représentant est le célèbre cobra royal (*Ophiophagus hannah*). Mais l'appellation « cobra » renvoie en réalité à huit genres qui partagent un comportement de défense particulier, pouvant se redresser et déployer une coiffe cervicale, de taille plus ou moins importante, dès qu'ils se sentent menacés : *Aspidelaps* (2 espèces), *Boulengerina* (2 espèces), *Hemachatus* (monotypique, *H. haemachatus*), *Paranaja* (monotypique, *P. multifasciata*), *Pseudohaje* (2 espèces), *Naja* (21 espèces), *Ophiophagus* (monotypique, *O. hannah*), *Walterinnesia* (monotypique, *W. aegyptia*) (Slowinski et Keogh, 2000). A l'exception des trois derniers, également présents dans le sud de l'Asie, en Iran et dans toute l'Asie respectivement, tous sont endémiques d'Afrique. Keogh (1998) compte également les genres *Elapsoidea* et *Dendroaspis* dans les cobras.

La question de la monophylie des cobras dans leur ensemble, et des cobras asiatiques et africains, pris séparément, a été plusieurs fois soulevée. Des études ostéologiques (crânes d'espèces vivantes et fossiles) montrent qu'une série de synapomorphies supportent la monophylie des najas asiatiques, mais que les espèces africaines sont sûrement paraphylétiques (Slowinski et Keogh, 2000).

La plus récente étude (Slowinski et Lawson, 2005) sur la phylogénie de ce groupe vient confirmer les observations de Slowinski et Keogh (2000) pour dire que les cobras à l'exclusion du genre *Ophiophagus* (c'est-à-dire les genres *Naja, Paranaja, Boulengerina, Aspidelaps, Hemachatus, Walterinnesia*) sont monophylétiques, les trois premiers genres formant ensemble un sous-groupe monophylétique particulièrement bien supporté (Slowinski et Lawson, 2005).

Par contre, la polyphylie du genre *Naja* – le genre de cobra le plus diversifié, tant du point de vue du nombre d'espèces que de la répartition géographique – semble maintenant acquise, notamment suggérée par les études moléculaires de Keogh (1998) et Slowinski et Keogh (2000) ainsi que par des données toxinologiques (Slowinski *et al.*, 1997) ; elle a été confirmée récemment par l'étude de Slowinski et Lawson (2005), dans laquelle l'espèce *N. kaouthia* (Asie) est plus proche des genres *Boulengerina* et *Paranaja* que de *Naja nivea* (africain).

Les relations entre les trois autres genres de ce groupe monophylétique de cobra ne sont pas résolues (Slowinski et Lawson, 2005 supportent assez bien l'union de *Walterinnesia* et *Aspidelaps*, mais cette relation n'est retrouvée par aucune autre étude). Le cobra royal est pour sa part lié à la paire *Dendroaspis/Bungarus* ou à *Elapsoidea* (Slowinski et Keogh, 2000), aux seuls mambas (Slowinski et Keogh, 2000), au genre *Naja* ou en position basale des élapinés (Lawson *et al.*, 2005).

Il paraît donc évident que de plus amples études seront nécessaires pour résoudre la phylogénies des élapinés (comme des *Elapinae* d'ailleurs) comme l'est celle des crotales, l'autre grand groupe de serpents venimeux.

Un petit nombre d'études se sont intéressées spécifiquement aux cobras du genre *Naja* mais les résultats sont difficiles à interpréter : lors de la description d'une nouvelle espèce (*N. mandalayensis*), Slowinski et Wüster (2000) décrivent les relations ((*atra, kaouthia*) (*siamensis, mandalayensis*)) pour les quatre espèces du sud-est asiatiques ; dans le cadre de la description de la nouvelle espèce *N. nubiae*, Wüster et Broadley (2003) décrivent l'association ((*mossambica, nigricollis*) (*nubiae, pallida*)) ; et Broadley et Wüster (2004), dans une révision des cobras non-cracheurs africains, supportent la position basale de *N. haje* par rapport à *N. anchietae* et *N. annulifera*.

Il serait toutefois hasardeux d'essayer de réunir ces trois associations dans un unique arbre, en ne précisant rien de la dizaine d'autres espèces, et sans savoir comment se recoupent entre elles les espèces de ces trois études. Il me semble donc préférable de ne reporter ici aucune de ces associations, considérant que la phylogénie détaillée des cobras n'en est encore qu'à ses débuts.

III-2-5-1-4-3 – Autres genres

Les autres genres d'élapinés correspondent aux bungares (genres *Bungarus*), aux mambas (genre *Dendroaspis*) et au genre *Elapsoidea*.

Le genre *Bungarus* a une position phylogénétique assez mystérieuse. Il a ainsi été classé parmi les « palatine-erectors » (groupe des élapinés) sur la base de la structure de l'articulation ptérygoido-palatine, mais il se rapprocherait fonctionnellement des « palatine-draggers », plus particulièrement des serpents australasiens (Keogh, 1998).

Les bungares pourraient ainsi représenter la transition entre les élapinés et les hydrophiinés, relation supportée par un certain nombre de ressemblances avec les taxons mélanésiens (distinction des écailles impossible sur la tête pour *Bungarus* et *Loveridgelaps* ; forte ressemblance générale en plus de similarités des hémipénis et des écailles sub-caudales entre *Bungarus* et *Salomonelaps* ; critères palatins identiques entre *Bungarus* et le groupe *Vermicella* ; même comportement défensif entre *Bungarus* et *Vermicella*) ainsi qu'avec le genre *Laticauda*, d'ailleurs appelé en anglais « sea krait », le terme « krait » renvoyant aux bungares (Keogh, 1998). Les auteurs signalent également une spécialisation dans ces taxons pour un régime à base de proies allongées : les bungares sont ophiophages, les genres *Loveridgelaps* et *Vermicella* mangent des typhlopidés, et *Laticauda* se nourrit préférentiellement d'anguilles ; le crédit à porter à cette observation est toutefois laissé à l'appréciation des lecteurs…

Cette position intermédiaire du genre *Bungarus* est supportée par diverses études immunologiques (se reporter à Keogh, 1998 pour la bibliographie correspondante). La position phylogénétique de ce genre est hautement variable dans les études moléculaires, aucun schéma ne semblant être privilégié. La position intermédiaire entre les élapinés et les hydrophiinés n'est supportée (faiblement) que par Keogh (1998).

Aucune étude à ma connaissance n'a encore essayé de résoudre la phylogénie des douze espèces composant ce genre, réparties sur l'ensemble de la partie orientale du continent asiatique, exception faite des Philippines. Signalons quand même la découverte récente d'une nouvelle espèce par Kuch *et al.* (2005) au Vietnam. *Bungarus slowinskii*, sp. nov. diffère de *B. bungaroides*, estimé être son plus proche parent, par un plus petit nombre d'anneaux blancs sur le corps (27-33 *versus* 46-60) ; ces anneaux sont plus larges que ceux de *B. bungaroides*, surtout pour les anneaux latéraux ; seuls le premier (pour l'holotype) ou les deux premiers (pour les paratypes) anneaux ont une forme angulaire, en chevron (alors que tous les anneaux médians ont une forme anguleuse chez *B. bungaroides*, décroissant tout au long du corps) ; les anneaux noirs sont également plus grands chez la nouvelle espèce. Cette nouvelle espèce n'est pour le moment connue que dans la vallée de la rivière rouge, au nord du Vietnam, se trouvant ainsi géographiquement distincte de *B. bungaroides* connue uniquement en Inde, au Myanmar, au Népal et au Tibet (ce qui renforce la validité de son statut d'espèce).

L'ensemble des relations au sein des élapinés, autant qu'elles ont pu être résolues, avec la situation des hydrophiinés, est représenté dans l'arbre 13 figurant en annexe.

III-2-5-2 – Sous-famille des *Atractaspidinae* (arbre 17)

Les *Atractaspidinae* sont le second groupe de serpents dont le statut ait été modifié par Lawson *et al*. (2005) du rang de famille (les « *Atractaspididae* » *sensu* EMBL Reptile Database, [D]) à celui de sous-famille. Comme pour les *Elapinae*, rien n'a été précisé sur le statut taxonomique de ses anciennes sous-familles – les « *Atractaspidinae* » et les « *Aparallactinae* » *sensu* EMBL Reptile Database ([D]). Celles-ci pourraient être considérées comme les tribus des « *Atractaspidini* » et des « *Aparallactini* » respectivement. Le premier terme n'a à ma connaissance jamais été utilisé, le second désignait le regroupement des genres *Atractaspis, Aparallactus* et *Homoroselaps* au sein de la sous-famille des « *Lycodontinae* », un ensemble polyphylétique comprenant des *Colubrinae* (genres *Lycodon* et *Oligodon* par exemple), des *Pseudoxyrhophiinae* (genres *Leioheterodon* et *Madagascarophis*), des *Pareatidae* et des *Xenodermatidae* (voir notamment Kraus et Brown, 1998, et Lawson *et al*., 2005). Toutefois, pour éviter des confusions de termes, comme nous l'avons fait pour la précédente sous-famille, nous les appellerons informellement les groupes des « atractaspidinés » et des « aparallactinés », respectivement.

La sous-famille des *Atractaspidinae* fait partie de ces groupes mystérieux peu étudiés. La composition exacte de la sous-famille est encore incertaine, tout comme l'est la validité de la séparation de la sous-famille en les deux groupes énoncés précédemment. La monophylie de la sous-famille est supportée par deux synapomorphies : présence d'un processus dorsal cunéiforme sur les os maxillaires s'insérant entre les os nasaux, et position de la glande rictale latéralement au ligament quadrato-maxillaire (Zaher, 1999).

Par ailleurs, les hémipénis des genres *Aparallactus, Amblyodipsas, Atractaspis*, *Macrelaps* et *Polemon* ont été examinés par Zaher (1999) : tous ont des lobes très courts, voire présentent un organe unilobé pour les genres *Amblyodipsas* et *Aparallactus* ainsi que

l'espèce *Polemon acanthias* (l'espèce *P. christyi* présentant une très faible lobulation) ; le sillon spermatique est toujours nettement centripète, divisé distalement dans la région de la fourche ou juste sous l'estrémité de l'organe pour les formes unilobées (le sillon spermatique est centripète et divisé également dans ces formes unilobées, même si les branches sont très courtes ; chez *Macrelaps microlepidota*, le sillon est juste élargi distalement) ; tous les organes examinés sont couverts d'une série de rangées parallèles et horizontales d'épines de taille moyenne, laissant l'extrémité basale de l'organe nue (chez *Amblyodipsas*, toute la moitié basale est nue) ; de plus, chez les aparallactinés examinés, ces épines sont connectées entre elles par des ponts tissulaires, formant des voiles épineux horizontaux (seul le genre *Atractaspis* présente des épines isolées). L'auteur (Zaher, 1999) précise pour finir que la description faite des hémipénis de *Xenocalamus bicolor* et d'*Amblyodipsas polylepis* s'accordent parfaitement à la morphologie de la sous-famille (bibliographie correspondante donnée par Zaher, 1999). Les hémipénis d'un atractaspidiné et d'un aparallactiné sont présentés en figure 67.

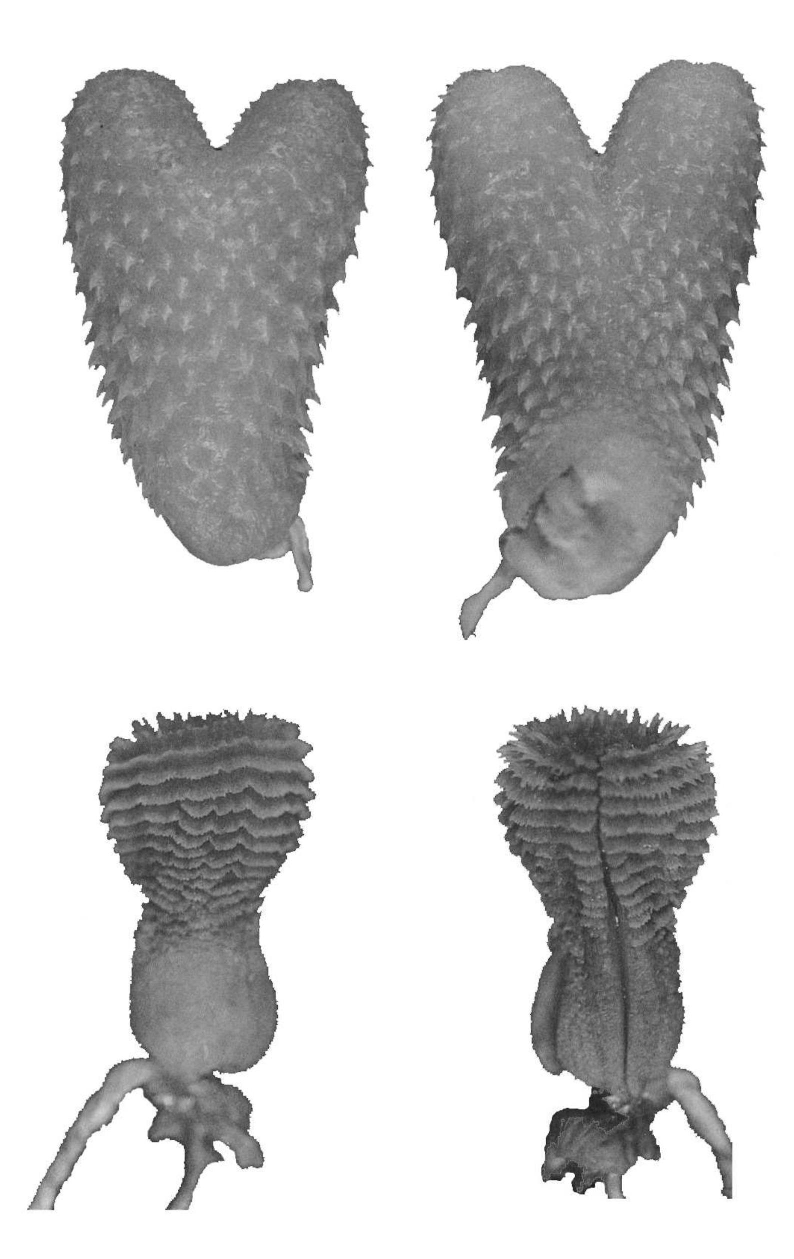


Figure 67. Hémipénis des *Atractaspidinae*. Sont présentées les deux faces non-sillonée (gauche) et sillonnée (droite) des hémipénis d'*Atractaspis fallax* (haut) et d'*Amblyodipsas polylepis* (bas). Tiré de Zaher (1999).

L'étude phylogénétique la plus complète portant sur cet ensemble est celle de Nagy *et al.* (2005), portant spécifiquement sur les serpents « supérieurs » africains. Quatre des 18 espèces du genre nominal y étaient rassemblées avec 8 espèces classiquement reconnues comme aparallactinés (2 espèces du genre *Aparallactus*, trois du genre *Polemon* et un représentant des genres *Macrelaps*, *Xenocalamus* et *Amblyodipsas*) ; par ailleurs, le genre énigmatique *Homoroselaps* était également inclus à cette étude.

La monophylie de la sous-famille était bien supportée dans les deux analyses (bs MP=50% ; pp BI=100%), tout comme l'était la séparation en un groupe monophylétique des aparallactinés (76 et 100% respectivement) et une classe rassemblant le genre *Atractaspis* et le genre *Homoroselaps* (60 et 100% respectivement). La phylogénie générale de la sous-famille est bien résolue : *Atractaspis boulengeri* est basale du genre, suivie des deux espèces *A. corpulenta* et *A. micropholis* (sœurs l'une de l'autre ou successivement basales dans cet ordre) et de l'espèce *A. bibronii* dont la monophylie est largement supportée ; dans la classe des aparallactinés, le genre nominal est frère du genre *Polemon*, tous deux monophylétiques, et la classe (*Macrelaps* (*Microlepidotus*, *Amblyodipsas*)) est bien supportée (Nagy *et al*., 2005).

Malheureusement, aucune étude suffisamment complète ne peut venir confirmer ou infirmer ces associations, à l'exception de la position du genre monotypique *Homoroselaps lacteus* qui peut être discutée. Le rassemblement de ce genre dans la classe des atractaspidinés est supporté par Vidal et Hedges (2002), Lawson *et al.* (2005) et est très variable dans l'étude de Kelly *et al*. (2003) qui le rapprochent des *Xenodontinae* dans deux analyses, des *Homalopsidae* dans la troisième et du genre *Atractaspis* dans la dernière.

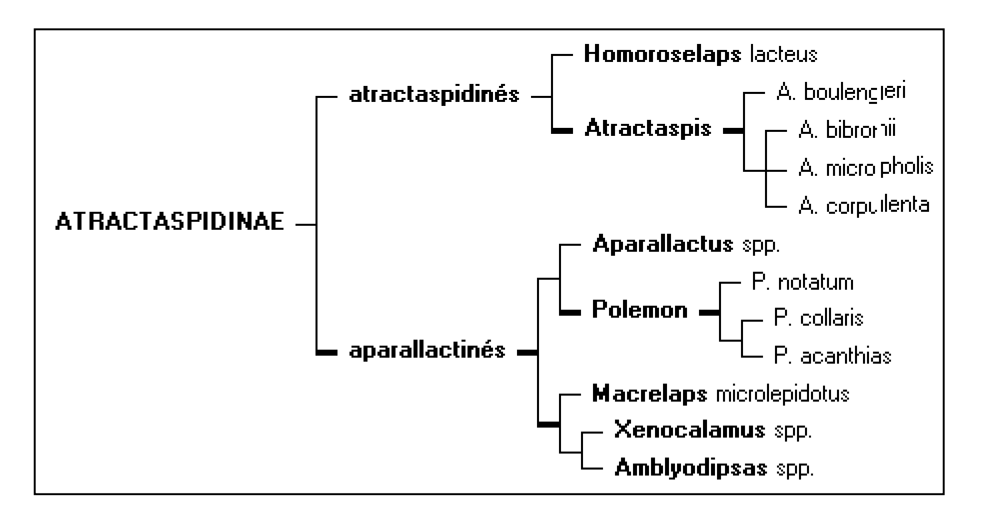


Figure 68. Phylogénie des *Atractaspidinae*. Cet arbre présente le consensus des résultats obtenus par Nagy et al. (2005). Un certain nombre de classes y sont parfaitement supportées (identifiées par des traits épais). En particulier, les atractaspidinés et les aparallactinés sont bien identifiés, le genre énigmatique *Homoroselaps* s'alliant plutôt au premier ensemble. Se référer au texte pour plus de détails sur cette phylogénie.

III-2-5-3 – Sous-famille des *Pseudoxyrhophiinae* (arbre 18)

Cette ancienne sous-famille des « *Colubridae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) se compose de 79 espèces réparties dans 19 genres endémiques de Madagascar, des Comores (pour deux espèces dans deux genres) ou de Socotra (*Ditypophis vivax*). Les membres de cette sous-famille regroupent les représentants des anciennes tribus des *Pseudoxyrhophini* et des *Geodipsadini* (Zaher, 1999). Ce groupe est très peu étudié, et presque aucune étude morphologique n'a été menée sur ce groupe de serpents, à l'exception peut-être de la morphologie de leurs hémipénis.

Celle-ci a été revue par Zaher (1999) : les organes sont faiblement bilobés (*Stenophis, Madagascarophis, Geodipsas, Alluaudina*), légèrement bilobés (*Itycyphus, Leioheterodon, Langaha, Pseudoxyrhopus*) ou profondément bilobés (*Stenophis, Liopholidophis, Liophidium*) ; le corps des hémipénis est soit nu (*Madagascarophis, Itycyphus, Leioheterodon, Langaha, Geodipsas, Alluaudina*), soit couvert d'épines de taille petite à moyenne (*Liopholidophis, Liophidium, Pseudoxyrhopus*) ; dans tous ces genres, les lobes sont densément couverts de spinules, et le sillon spermatique est légèrement centripète à centrolinéal, divisé à l'extrémité distale du corps de l'organe (sauf chez *Stenophis* et *Madagascarophis*, où les branches sont divisées à la moitié du corps) ; cf. figure 69. L'auteur (Zaher, 1999) précise par ailleurs que les hémipénis de *Micropisthodon ochraceus* sont très similaires à ceux de *Leioheterodon* et *Itycyphus* (bibliographie correspondante donnée par Zaher, 1999). Notons que la densité de couverture des lobes par des spinule est également retrouvée dans la famille des *Homalopsidae*.

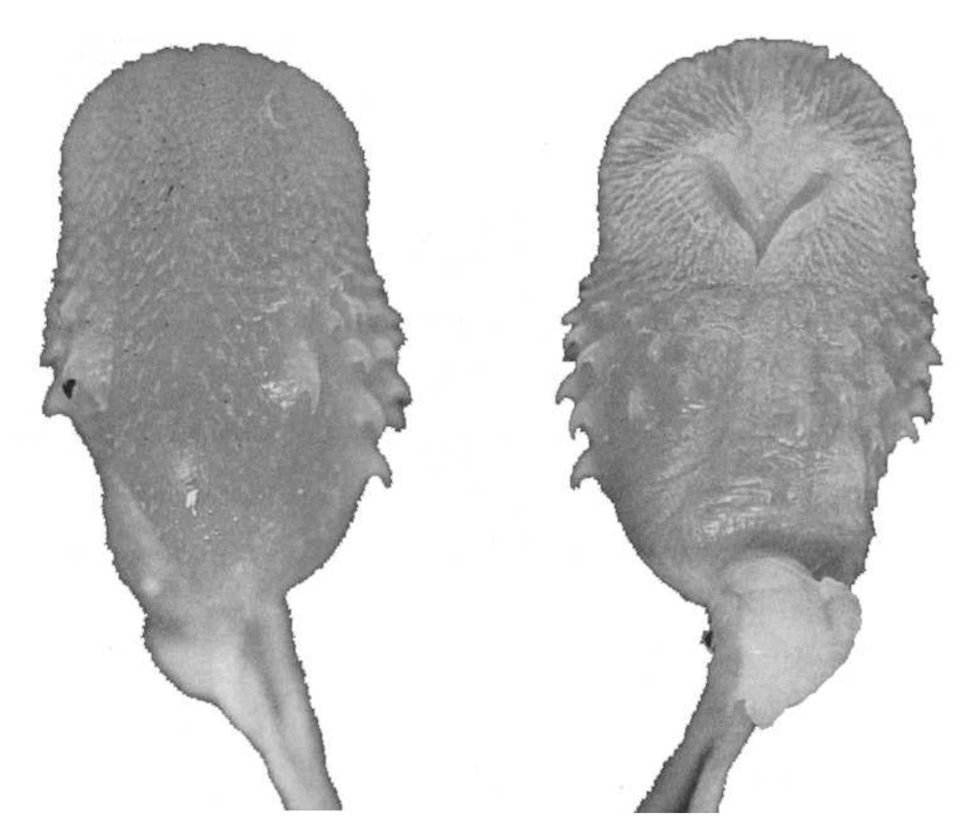


Figure 69. Hémipénis des *Pseudoxyrhophiinae*. Sont présentées les deux faces non-sillonée (gauche) et sillonnée (droite) des hémipénis de *Geodipsas heimi*. Tiré de Zaher (1999).

Nagy *et al.* (2003) ont récemment revu la phylogénie des colubroides malgaches, incluant 19 espèces de *Pseudoxyrhophiinae* dans 15 genres. La monophylie des serpents malgaches (incluant le genre monotypique *Ditypophis*, mais excluant le genre *Mimophis*, *Psammophiinae*) y est fortement supportée. Les relations entre ces genres y sont assez bien résolues. Le genre endémique de Socotra (*Ditypophis vivax*) est frère de tous les autres *Pseudoxyrhophiinae*, qui ne représentent donc que des genres malgaches. Parmi ceux-ci, trois groupes sont clairement distingués et bien supportés statistiquement : le premier est formé du genre *Alluaudina* (2 espèces), frère des genres *Compsophis* (monotypique, *C. albiventris*) et *Geodipsas* (6 espèces) ; la deuxième classe principale est formée du genre *Dromicodryas* (2 espèces), basal des genres *Liophidium, Liopholidophis, Heteroliodon* et *Pseudoxyrhopus* (à l'exception du rapprochement de ces deux derniers genres, les diverses relations entre ces quatre genres sont mal supportées statistiquement et seront considérées comme non résolues) ; enfin, le troisième ensemble est formé des genres *Leioheterodon*, du trio bien supporté (*Langaha, Ithycyphus, Micropisthodon*) ainsi que des genres *Stenophis* et *Madagascarophis* ; les relations entre ces genres étant mal supportées statistiquement, elles sont considérées comme non-résolues. Le résultat de cette étude (Nagy *et al.*, 2003) est donné en figure 70.

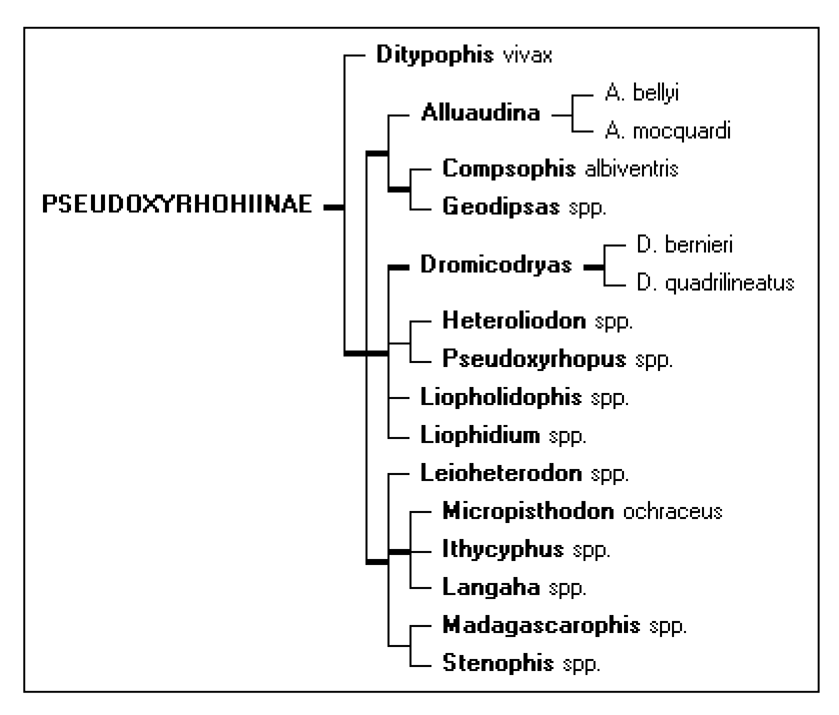


Figure 70. Phylogénie des *Pseudoxyrhophiinae*. Cet arbre présente le consensus des résultats obtenus par Nagy *et al.* (2003), dans lequel seules les classes relativement bien supportées sont considérées comme résolues. Un certain nombre de classes y sont parfaitement supportées (identifiées par des traits épais). En particulier, le genre monotypique *Ditypophis*, endémique de Socotra, est séparé à la base d'un groupe monophylétique comprenant tous les genres malgaches (à l'exclusion de *Mimophis*, *Psammophiinae*). Se référer au texte pour plus de détails sur cette phylogénie.

III-2-5-4 – Sous-famille des *Psammophiinae*

La sous-famille des *Psammophiinae* se compose de 38 espèces réparties dans les six genres *Hemirhagerrhis* (4 espèces), *Malpolon* (2 espèces), *Mimophis* (monotypique, *M. mahfalensis*), *Psammophis* (24 espèces), *Psammophylax* (3 espèces) et *Rhamphiophis* (4 espèces) ([D]). Ce genre est largement sous-étudié, et aucune étude portant spécifiquement sur la phylogénie de cette sous-famille n'a, à ma connaissance, encore été menée.

En revanche, sa monophylie est bien supportée, notamment par sa dentition maxillaire postérieure différenciée, avec un allongement des dents situées juste en arrière de l'articulation préfronto-maxillaire, ces crochets étant séparés par un diastème (Gravlund, 2001 ; Zaher, 1999), mais surtout par l'extrême conservation de la morphologie des hémipénis au sein de ce groupe : l'organe est très réduit, papilliforme, avec un sillon spermatique non divisé courant de la base de l'organe à son extrémité ; aucune ornementation d'aucune sorte n'est présente (Zaher, 1999).

Trop peu d'études phylogénétiques ont incorporé plusieurs représentants des *Psammophiinae*, et ceux-ci n'étaient jamais présents en grand nombre, de telle sorte qu'il est impossible à l'heure actuelle d'établir un consensus fiable sur les relations de ce groupe.

Notons que Carranza *et al*. (2006), dans une révision de la couleuvre de Montpellier (*Malpolon monspessulanus*), montre que la sous-espèce nominale (sud-ouest de l'Europe et ouest du Maghreb) est nettement distincte des deux autres (*M. m. insignatus*, est du Maroc, Algérie, Tunisie, jusqu'à l'ouest de la Syrie ; *M. m. fuscus*, Turquie, sud-est de l'Europe, nord de l'Irak et ouest de l'Iran). Cette distinction est à la fois morphologique (coloration), ostéologique – l'os basi-occipital de la première porte un processus unique, médian et dirigé postérieurement, formant une forte saillie, alors que celui des deux autres sous-espèces ne porte pas de processus ou des callosités indistinctes – et génétique, avec des divergences moyennes entre *M. m. monspessulanus* et les deux autres sous-espèces de 8.4%. Précisons que les aires des deux premières sous-espèces, si elles se superposent en longitude, sont disjointes en lattitude, puisque à l'est du Maroc et l'ouest de l'Algérie, la sous-espèce nominale est présente près des côtes, alors que *M. m. insignatus* est présente sur les hauts plateaux. Les auteurs (Carranza *et al*., 2006) ont donc restreint l'espèce *Malpolon monspessulanus* à la seule sous-espèce nominale, les deux autres, par le principe de priorité, étant incluses dans l'espèce *M. insignatus* stat. nov.

III-2-5-5 – Sous-famille des *Boodontinae*

La sous-famille des *Boodontinae*, telle qu'elle est actuellement définie par l'EMBL Reptile Database ([D]), est un ensemble relativement hétérogène de 81 espèces réparties dans 21 genres, un certains nombre d'entre eux étant monotypiques, les genres *Buhoma*, *Duberria* et *Montaspis* étant placés comme *insertae sedis* dans cette famille, reflets de la difficulté taxonomique qu'elle représente.

Tous les spécimens étudiés par Zaher (1999) avaient une morphologie des hémipénis similaires : l'organe est couvert de rangées longitudinales d'épines moyennes, parfois interconnectées par des ponts tissulaires formant des voiles épineux ; les hémipénis sont légèrement bilobés (sauf chez *Lycodonomorphus*, chez qui l'organe est unilobé) ; le sillon spermatique est clairement centrolinéal, avec une tendance à devenir centrifuge distalement ; il se divise dans la région moyenne du corps de l'organe. Les genres *Buhoma*, *Duberria* et *Montaspis* ont été placés dans cette famille (*insertae sedis*) du fait d'une morphologie des hémipénis se rapprochant de celle du reste de la sous-famille (Zaher, 1999).

La monophylie de la sous-espèce est difficile à apprécier d'un point de vue moléculaire. Il semble toutefois à peu près certain que le genre *Grayia* (4 espèces) n'est pas relié aux autres représentants de ce groupe : quand il est inclus dans une étude moléculaire, il est toujours relié aux *Colubridae*, étant le plus souvent basal des *Colubrinae* (Vidal *et al*., 2000 ; Vidal et Hedges, 2002 ; Kelly *et al*., 2003 ; Pinou *et al*., 2004 ; Lawson *et al*., 2005 ; Nagy *et al*., 2005), parfois basal de la famille (Vidal et Hedges, 2002) ou basal d'une classe regroupant les *Calamariinae*, les *Natricinae* et les *Colubrinae* (Kelly *et al*., 2003).

Lawson *et al*. (2005) ont récemment transféré ce genre dans la famille des *Colubridae*. La question de savoir s'il est ou non inclus à la sous-famille nominale n'a jamais été formellement discutée ; Kelly *et al*. (2003) le considèrent comme « non-placé », et Nagy *et al*. (2005) en font un « *Grayiinae* », terme que les auteurs placent eux-même entre guillemets. La très nette distinction génétique entre ce genre et la famille des *Colubrinae* me semble plutôt un argument en faveur de cette dernière solution.

De même, l'appartenance du genre monotypique *Macroprotodon* (*M. cucullatus*) à la sous-famille des *Boodontinae* est plus qu'incertaine : chaque fois qu'il est intégré à une étude moléculaire, il est profondément niché au sein de la sous-famille des *Colubrinae* (Vidal et Hedges, 2002 ; Nagy *et al*., 2003, 2004 ; Lawson *et al*., 2005). Lawson *et al*. (2005) ont récemment rétabli ce genre dans la sous-famille des *Colubrinae*.

L'inclusion à la famille des Xenodermatidae des genres *Gonionotophis, Mehelya* et *Pseudaspis*, évoquée par Dowling et Pinou (2003) a déjà été discutée dans la partie III-2-1 ; cette inclusion a été montrée comme peu probable pour le genre *Mehelya*.

III-2-6 – Famille des *Colubridae*

Bien qu'amputée de la moitié de ses sous-familles, la famille des *Colubridae*, telle que nouvellement définie se compose encore de plus de 1560 espèces, réparties dans 221 genres. Malgré tout, un très petit nombre d'études phylogénétiques spécifiques permettent d'en déterminer la phylogénie avec une précision acceptable.

III-2-6-1 – Sous-famille des *Colubrinae*

Avec quelques 650 espèces réparties sur toute la planète (à l'exception de l'Antarctique) dans 93 genres, les *Colubrinae* sont la plus grande sous-famille de l'ensemble des serpents. Sa monophylie est malgré tout bien supportée et communément admise. Zaher (1999) explique ainsi que tous les *Colubrinae* sont unis par la perte d'une des branches du sillon spermatique ; cette condition est retrouvée chez certains *Natricinae* mais, dans ce cas, c'est toujours la branche gauche qui est présente, alors qu'il s'agit systématiquement de la droite dans la sous-famille des *Colubrinae*.

L'étude globale de l'ensemble des *Colubrinae*, du fait de ce grand nombre d'espèces et de genres, est virtuellement impossible avec la façon actuelle de procéder aux études phylogénétiques. L'étude pourtant très complète de Lawson *et al*. (2005), portant sur la résolution de la phylogénie des *Caenophidia*, n'a ainsi pu incorporer que 36 représentants de cette sous-famille, dans 36 genres différents (soient à peine plus du tiers de tous les genres de la sous-famille). Précisons qu'un autre tiers n'est impliqué dans aucune étude phylogénétique de cette bibliographie…

Il ne me sera donc possible, dans cette partie, que de préciser les divers regroupements communément reconnus, sans même tenter d'en dresser une liste exhaustive. Certains genres ou groupes de genres (aux premiers rangs desquels on trouve les « ratsnakes » du genre *Elaphe*, ou les « *racers* » du genre *Coluber*) feront toutefois l'objet d'une attention particulière.

III-2-6-1-1 – Genre *Prosymna*

Avant d'essayer autant que possible de résoudre les relations supérieures des *Colubrinae*, il est important d'en définir les frontières. Le genre *Macroprotodon* a été inclus à cette sous-famille, et la question se pose encore pour le genre *Grayia* de savoir s'il est le *Colubrinae* le plus basal ou s'il représente une sous-famille distincte (dont il serait le seul représentant ; cf. partie III-2-5-6).

Lawson *et al*. (2005) supportent fortement l'exclusion du genre *Prosymna* (13 espèces) de la sous-famille, inclus dans la famille des *Elapidae* (relations non-résolues au sein de cette famille). Cette relation a également été constatée par Nagy *et al*. (2003, 2005). Ce genre a été placé comme *Elapidae insertae sedis* par Lawson *et al*. (2005).

III-2-6-1-2 – « *Racers* » de l'Ancien Monde (arbre 19)

Le terme anglais « racer », qui n'a pas d'équivalent français, renvoie à plusieurs genres de couleuvres des Ancien et Nouveau Mondes, incluant le genre *Coluber*, nominal de la tribu (*Colubrini*), de la sous-famille (*Colubrinae*), de la famille (*Colubridae*) et de la super-famille (*Colubroidea*). L'étude la plus complète sur ces « *racers* » est celle de Nagy *et al.* (2004), qui identifient notamment parfaitement un groupe composé des serpents de l'Ancien Monde, incluant les genres *Hemerophis, Hemorrhois, Spalerosophis, Platyceps, Hierophis, Eirenis*, les espèces *zebrinus* et *dorri* du genre *Coluber*, ainsi que l'ancien *Boodontinae Macroprotodon cucullatus*.

Ce groupe a également été identifié par Lawson *et al.* (2005), quoique avec un « ingroup » plus petit (genres *Spalerosophis, Hemorrhois, Platyceps, Eirenis, Hierophis, Macroprotodon*). De même, les représentants paléarctiques du genre *Coluber* (*C. viridiflavus* et *C. hippocrepis*) se groupent avec le genre *Spalerosophis* dans l'étude de Lopez et Maxson (1995). Dans celle de Nagy *et al.* (2005), les genres *Hemorrhois* et *Platyceps*, seuls représentants de ces serpents, sont fortement supportés comme taxons frères.

L'étude de Schätti et Utiger (2004) portait spécifiquement sur la phylogénie de ces « *racers* » du Nouveau Monde. Il y apparaît que le genre monotypique *Hemerophis* (*H. socotrae*) est basal, que le genre *Eirenis* est niché au sein du genre *Hierophis*, et que ces deux genres sont collectivement frères des trois genres *Hemorrhois*, *Platyceps* et *Spalerosophis*. Ces conclusions ont été retrouvées dans les mêmes termes par Lawson *et al.* (2005), à ceci près qu'ils n'avaient pas inclus le genre *Hemerophis* à leur étude, et par Nagy *et al.* (2004), qui supportent en plus fortement la relation de parenté entre les genres *Platyceps* et *Spalerosophis*, *Hemorrhois* leur étant collectivement frère. Cette étude place également *Coluber zebrinus*, *Coluber dorri* et *Macroprotodon cucullatus* en position basale de ces quatre genres paléarctiques (relations non-résolues entre ces trois espèces). Notons que les deux études de Nagy *et al.* (2003, 2004) placent *C. dorri* comme sœur de *Macroprotodon*.

Les deux études de Schätti et Utiger (2004) et de Nagy *et al.* (2004) ont incorporé un nombre relativement important d'espèces des genres *Hemorrhois*, *Platyceps* et *Hierophis* ainsi que du genre *Eirenis* (seulement pour Nagy *et al.*, 2004). Les deux études donnent globalement des informations cohérentes : toutes deux reconnaissent la séparation du genre *Hemorrhois* en un groupe oriental (*H. ravergieri, H. nummifer*) et un groupe occidental (*H. hippocrepis, H. algirus*) ; toutes deux reconnaissent dans le genre *Hierophis* les groupes (*jugularis* (*caspius*, *schmidti*)) et (*gemonensis*, *viridiflavus*), les relations entre ces groupes différant toutefois entre les deux études. Seuls Nagy *et al.* (2004) ont incorporé plusieurs espèces du genre *Eirenis*, qui forment un groupe monophylétique frère de *Hierophis spinalis* (que rapprochent certains critères morphologique précis, comme la présence de 17 rangées d'écailles dorsales par exemple ; Nagy *et al.*, 2004). Au sein de ce genre *Eirenis*, les deux sous-genres qui avaient été proposés (*Eirenis* pour l'espèce type *E. modestus*, et *Collaria* pour *E. eiselti*) sont retrouvés dans cette étude.

Au vu de cela, Nagy *et al.*, (2004) proposent de restreindre le genre *Hierophis* aux espèces européennes *viridiflavus* (espèces type) et *gemonensis*, d'inclure les espèces occidentales (*jugularis, caspius, schmidti, gyarosensis, cypriensis*) au sein d'un nouveau genre pour lequel le nom de *Dolichophis* est valable, et d'inclure l'espèce *spinalis* au sein du genre *Eirenis* ; une autre alternative serait de considérer ce dernier genre comme un sous-genre de *Hierophis*. Ces changements taxonomiques sont résumés en figure 71.

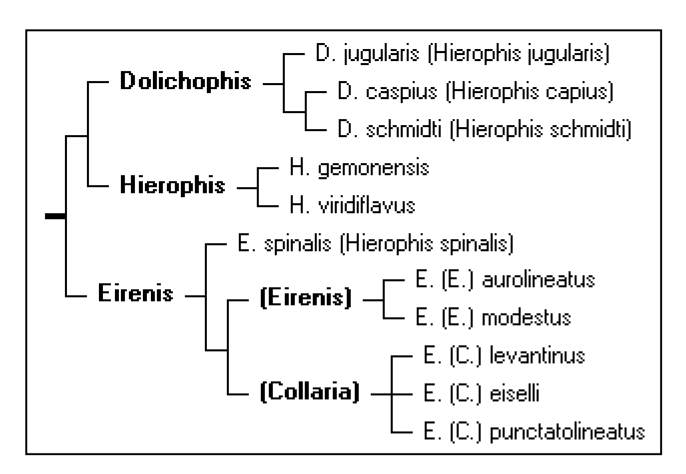


Figure 71. Changements taxonomiques proposés pour le genre *Hierophis*. Cet arbre présente la situation des espèces étudiées de *Hierophis* et *Eirenis*. Le genre *Hierophis* est *restreint* à deux espèces, l'espèce *spinalis* est incluse dans le genre *Eirenis*, et le genre *Dolichophis* est rescucité pour les espèces *jugularis*, *caspius* et *schmidti*. Se référer au texte pour plus de détails sur cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.

Les relations au sein du genre *Platyceps* sont en revanche assez difficiles à déterminer dans la mesure où les espèces intégrées à chaque étude (Schätti et Utiger, 2004 ; Nagy *et al.*, 2004) sont assez différentes ; la topologie donnée par Nagy *et al.* (2004) est nettement mieux supportée, c'est donc elle qui sert de base pour la proposition de la phylogénie de ce genre. Le détail de la phylogénie obtenue par ces deux études est donné en figure 72.

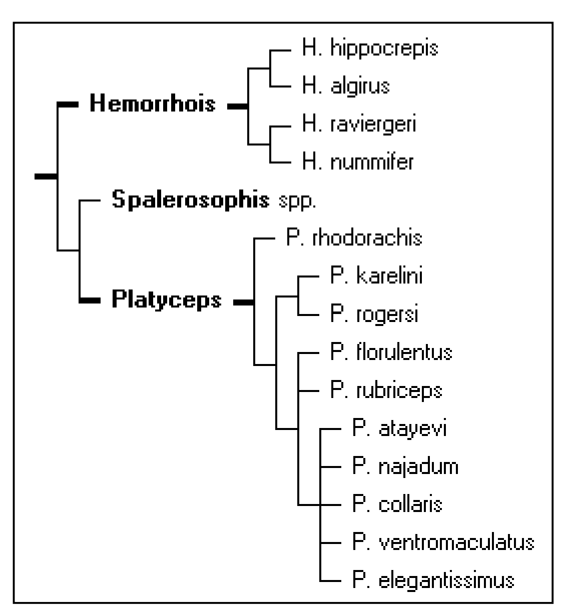


Figure 72. Phylogénie des genres *Hemorrhois* et *Platyceps*, et situation du genre *Spalerosophis*. Arbre établi à partir de Schätti et Utiger (2001) et Nagy *et al.* (2004).

L'étude de Lawson *et al.* (2005) a par ailleurs intégré le genre *Lytorhynchus* (6 espèces) et le genre monotypique *Rhynchophis* (*R. boulengeri*), ceux-ci étant placés à la base de ces *racers* du Nouveau Monde. Cette observation est cohérente avec Nagy *et al.* (2003), qui placent *Lytorhynchus* comme frère de *Hemerophis*, *Platyceps*, *Macroprotodon* et des *Coluber* du Nouveau Monde (*Rhynchophis* non inclus). L'ensemble des relations qui décrivent ces « *racers* » du Nouveau Monde est représenté dans l'arbre 19 figurant en annexe.

III-2-6-1-3 – Groupe des serpents ratiers ou « *ratsnakes* » (arbre 20)

Le genre *Elaphe* forme, avec les genres qui lui sont liés, le groupe des serpents ratiers, ou « *ratsnakes* » en anglais. Ce groupe est très répandu, tant géographiquement – comme le genre *Coluber*, il est présent dans les régions paléarctiques, orientales, néarctiques aussi bien qu'à l'extrême nord des régions néotropicales – que du point de vue du nombre d'espèces, qui se monte à 39 pour le seul genre *Elaphe* ([D]). La frontière entre les genres *Coluber* et *Elaphe* est d'ailleurs très mince, certaines espèces étant parfois appelées par l'un ou l'autre nom de genre (par exemple *Elaphe longissima* et *Coluber longissimus*) ; tous deux font parti de la tribu des *Colubrini* qui regroupe la majorité des membres de la sous-famille.

Ce groupe a récemment connu, à l'image du genre *Trimeresurus*, plusieurs changements taxonomiques, marqués par la scission du genre *Elaphe* en 9 genres, dont les principales divisions sont revues par Utiger *et al*. (2002).

Le genre ***Gonyosoma*** (5 espèces) a été créé sur la base d'homologies hémipéniennes et ostéologiques entre les espèces *oxycephalum* et *jansenii* ; sur la base des écailles, des hémipénis et de l'ostéologie, l'espèce *triaspis* a été assignée au genre monotypique ***Senticolis*** ; les espèces *rosaliae* et *subocularis* ont été renvoyées dans un nouveau genre, ***Bogertophis*** (sur la base de schémas des microdermatoglyphes, du caryotype et de données immunologiques) ; sur la base de critères morphologiques et électrophorétiques, le genre ***Oocatochus*** a été créé pour l'espèce *rufodorsatus*, et le genre ***Coelognathus*** a été validé pour les 6 espèces orientales *erythrurus, flavolineatus, helena, philippinus, radiatus* et *subradiatus* (bibliographie correspondante détaillée par Utiger *et al*., 2002).

Cette étude (Utiger *et al*., 2002) place les espèces *Elaphe conspicillata* et *E. mandarina* dans le genre ***Euprepiophis*** (genre masculin : *E. conscpicillatus*, *E. mandarinus*) en position basale de tous les « *ratsnakes* ». Celui-ci est caractérisé par une très petite écaille loréale (parfois absente), des écailles dorsales lisses ou légèrement rugueuses et un hémipénis subcylindrique (E. *conspicillatus*) ou faiblement bilobé (E. *mandarinus*), avec des crochets basaux. Les auteurs (Utiger *et al*., 2002) précisent qu'*Elaphe perlacea* est soit un synonyme de *E. mandarinus*, soit son taxon frère.

La tribu des ***Lampropeltini*** (« *ratsnakes* » du Nouveau Monde) est monophylétique. L'isolement de l'espèce *scalaris* est confirmée, en position basale de ces serpents américains, validant le genre monotypique ***Rhinechis*** pour cette espèce. Cette position basale est confortée par l'absence de bronche intrapulmonaire pour ce genre, ainsi que par des analyses électrophorétiques et moléculaires (bibliographie correspondante donnée par Utiger *et al*., 2002).

Dans cette tribu, les genres *Lampropeltis* (9 espèces), *Pituophis* (5 espèces), *Bogertophis* (2 espèces) et A*rizona* (monotypique, *A. elegans*) se détachent nettement comme des ensembles monophylétiques. L'espèce *flavirufa* se démarque génétiquement des autres espèces néarctiques et se distingue par un hémipénis non articulé et bilobé (également trouvé chez *Lampropeltis*), revalidant ainsi pour elle le genre ***Pseudelaphe*** (*P. flavirufa*).

La monophylie du genre *Pituophis*, supportée par la présence d'une quille épiglottique et d'un septum laryngé (caractères qui produisent ensemble le sifflement de défense si caractéristique du genre), a été étudiée et confirmée par Rodriguez-Robles et de Jesús-Escobar (2000). Cette étude place de façon assez fiable *P. melanoleucus* en position basale du genre.

Les auteurs reconnaissent la validité de l'espèce *P. ruthveni*, identifiable génétiquement et morphologiquement, mais rendant l'espèce *P. catenifer* polyphylétique. Aucune précision taxonomique n'a été apportée sur cette question.

Utiger *et al.* (2002) revalident également le genre ***Pantherophis*** pour les espèces *bairdi, obsoleta, guttata, vulpina* (genre masculin : *P. bairdi*, *P. obsoletus*, *P. guttatus, P. vulpinus*). Notons que l'espèce « *obsoleta* » (*P. obsoletus*) avait été séparée en trois espèces *alleghaniensis, obsoleta* et *spiloides* (Crother *et al.*, 2003). Le genre *Pituophis* est frère de *Pantherophis vulpinus*, comme déjà proposé (bibliographie correspondante donnée par Utiger *et al.*, 2002), ce qui rendrait le genre *Pantherophis* poly-/paraphylétique. Le problème pour ces deux genres est exactement le même que pour les genres *Bothrops* et *Bothriopsis*, ou *Hierophis* et *Eirenis* : cette non-monophylie est une conséquence directe de la spéciation (voir également la discussion de la partie I-1-3) ; aucune proposition taxonomique n'a été faite pour ces deux genres.

Aux espèces incorporées dans l'étude de Utiger *et al.* (2002) peuvent être rajoutées les deux espèces *emoryi* et *slowinskii* décrites par Burbrink (2002), anciennement incluses dans l'espèce *guttata* (la première comme une sous-espèce, la seconde a été créée en tant que nouvelle espèce), maintenant intégrées au genre *Pantherophis*. Les relations qui décrivent les genres *Pantherophis* et *Pituophis* sont résumées dans la figure 73.

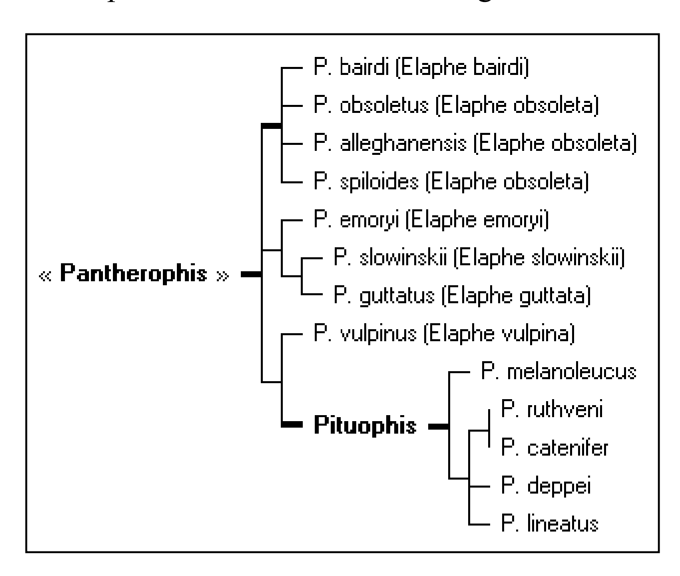


Figure 73. Phylogénie des genres *Pantherophis* et *Pituophis*. La monophylie du genre *Pituophis* est bien supportée, mais ce genre est frère de *Pantherophis vulpinus*, rendant ce dernier para/polyphylétique. Se référer au texte pour le détail de ces relations et la bibliographie correspondante.

Le reste des relations entre les différents genres de l'Ancien Monde n'est malheureusement que très mal résolu dans les arbres de strict consensus (Rodrigues-Robles et de Jesús-Escobar, 1999 ; Utiger *et al.*, 2002). Le genre *Coronella* (3 espèces) est frère de l'espèce *rufodorsata*, validant ainsi pour elle le genre monotypique ***Oocatochus*** (genre masculin : *O. rufodorsatus*). L'espèce *scalaris* est confirmée dans sa position isolée, validant pour elle le genre monotypique ***Rhinechis*** (*R. scalaris*). Le genre paléarctique occidental ***Zamenis*** inclus les espèces *hohenackeri, longissima, lineata, situla, persica* (genre masculin : *Z. hohenackeri, Z. longissimus, Z. lineatus, Z. situla, Z. persicus*). Les espèces de ce genre se démarquent par le crochet basal bien distinct sur l'hémipénis, plutôt que des épines plus ou moins uniformes chez *Elaphe*. Les espèces *Z. lineatus* et *Z. longissimus* sont rapprochées par

un apex hémipénien bulbeux plutôt que subcylindrique dans les deux autres espèces ; elles pourraient constituer un complexe de plusieurs espèces (Lenk et Wüster, 1999).

Quatre espèces orientales (*Gonyosoma cantoris, G. hodgsoni, Elaphe moellendorffi, E. taeniura*) se distinguent au sein des serpents de l'Ancien Monde, d'où la décision par les auteurs (Utiger *et al*., 2002) de créer pour elles le genre ***Orthriophis*** gen nov. Celui-ci se diagnose par la combinaison d'une écaille suboculaire habituellement présente (souvent absente chez *O. hodgsoni*, parfois chez *O. cantoris* et *O. taeniurus*), une ou plusieurs présuboculaires, un nombre élevé d'écailles ventrales (212 chez *O. cantoris* à 305 chez *O. taeniurus*) et de vertèbres précaudales (222-272), entre 13 et 26% d'écailles supplémentaires sur les rangées dorsales longitudinales par rapport aux ventrales (pas toujours chez *O. taeniurus*), au moins 21 rangées à l'avant du corps, suivies par une réduction à mi-longueur du corps (19 à 27 rangées à ce niveau), tête longue et fine, adultes de taille moyenne (plus de 230 cm chez *O. taeniurus*), hémipénis bilobé (inconnu pour *O. hodgsonii*) avec des crochets basaux.

De plus, l'espèce *E. porphyracea* se détache en dehors des *Lampropeltini*, mais sans relation privilégiée avec les genres de l'Ancien Monde : celle-ci est incluse dans le genre ***Oreophis*** gen. nov. (genre masculin : *O. porphyraceus*). Celui-ci est probablement polytypique, par égard aux sept sous-espèces qui lui sont reconnues (Utiger *et al*., 2002).

Une fois faits ces changements taxonomiques, le genre *Elaphe* se limite dans cette étude (Utiger *et al*., 2002) aux espèces *sauromates* (espèce type), *anomala, bimaculata, carinata, climacophora, davidi, dione, quadrivirgata, quatuorlineata, schrenckii*. Les relations entre ces espèces sont données dans la figure 74.

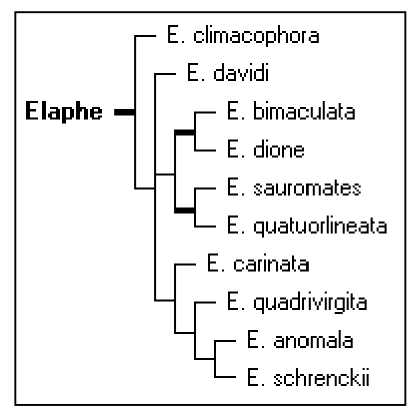


Figure 74. Phylogénie du genre *Elaphe*. D'après Utiger *et al*. (2002).

Tous ces changements taxonomiques correspondent à ceux validés ou proposés par Utiger *et al*. (2002). L'étude de Lenk *et al.* (2001a) portant sur la phylogénie des « *ratsnakes* » paléarctiques reconnaît très bien un groupe formé des espèces *longissima, lineata*, *hohenackeri* et *persica* (genre *Zamenis*), une classe composée de espèces *quatuorlineata, sauromates* et *dione* (genre *Elaphe sensu stricto*), la position isolé d'*« Elaphe » porphyracea* (genre monotypique *Oreophis*) et la position basale d'*« Elaphe » scalaris* (genre monotypique *Rhinechis*). Par ailleurs, la forte relation trouvée par Utiger *et al*. (2002) entre *P. bairdi* et *P. obsoletus* confirme les observations de Burbrink *et al*. (2000) sur le fait que *P. obsoletus* pourrait être composée de trois lignées (ne correspondant pas du tout aux sous-espèces anciennement reconnues).

L'ensemble des relations énoncés précédemment pour la phylogénie des « *ratsnakes* » est donné dans l'arbre 20 figurant en annexe.

III-2-6-1-4 – Tribu des *Boigini*

Les « *racers* » du Nouveau Monde et le groupe des serpents ratiers sont les deux groupes de *Colubrinae* les plus étudiés. D'autres ensembles sont reconnus dans cette sous-famille, mais leur description est beaucoup moins détaillée. Par exemple, Lawson *et al.* (2005) ont identifié un groupe correspondant à la tribu des *Boigini*. Celui-ci rassemble des genres numériquement importants tels que le genre nominal *Boiga* (33 espèces) et les genres *Dipsadoboa* (11 espèces), *Lycodon* (29 espèces), *Telescopus* (12 espèces), ou des genres plus modestes tel que *Crotaphopeltis* (6 espèces), *Dasypeltis* (5 espèces), *Dinodon* (7 espèces).

La monophylie de cette tribu, la position basale du couple *Dinodon/Lycodon* et l'association de *Dasypeltis* et de *Boiga*, identifiées par Lawson *et al*. (2005), ont également été mises en évidence par Kelly *et al*. (2003). Avec un « ingroup » beaucoup plus réduit, Pinou *et al*. (2004) identifient également la classe (*Boiga* (*Dinodon, Lycodon*)). De même, l'association de *Dinodon* et de *Lycodon* est bien supportée par Vidal *et al*. (2000), mais la position de *Boiga* n'est pas résolue (basale de cette paire pour former une tribu des *Boigini* monophylétique dans une analyse, et frère du genre *Elaphe* dans une autre). Enfin, les trois membres de cette tribu inclus dans l'étude de Nagy *et al*. (2005) forment toujours une classe.

Gravlund (2001) identifie une classe terminale dont le genre *Lycodon* est le taxon basal, et incluant les genres *Boiga*, *Crotaphopeltis*, *Telescopus*, *Dipsadoboa* et *Dasypeltis*, ainsi que le genre *Thelotornis*. Celui-ci apparaît comme frère de *Boiga*, inclus dans cette tribu des *Boigini*, alors qu'il est inclus dans une classe africaine avec les genres *Gastropyxis*, *Philophthalmus* et *Thrapsos* dans l'analyse de Lawson *et al*. (2005).

Malheureusement, ce faible nombre de preuves ne permet de dresser aucune conclusion fiable sur la composition de ce groupe, qui apparaît tout de même assez nettement comme monophylétique, et encore moins sur les relations entre les membres qui le constituent.

III-2-6-1-5 – « *Racers* » du « Nouveau Monde »

Nagy *et al.* (2004) ont identifié un autre groupe monophylétique qu'ils nomment comme celui des « *racers* » du « Nouveau Monde », ce dernier terme étant mis entre guillemets par les auteurs. En effet, il se compose des représentants américains du genre *Coluber* (incluant l'espèce type du genre, *Coluber constrictor*), du genre *Masticophis* et du genre *Salvadora*, mais accepte comme taxon basal le genre asiatique *Ptyas*.

Un groupe similaire est identifié par Lawson *et al*. (2005). Il se compose des genres américains *Oxybelis, Opheodrys, Tantilla, Sonora, Drymarchon, Masticophis, Phyllorhynchus* et *Spilotes*, et accepte comme taxon basaux les genres asiatiques *Ptyas* et *Oligodon*.

Comme précédemment, la validité et la composition exacte de ce groupe sont toutefois impossibles à préciser d'avantage compte tenu du faible nombre de représentants de ce groupe inclus dans toutes les autres études. Signalons que Vidal *et al*. (2000) et Pinou *et al*. (2004) placent *Oxybelis* comme frère de *Gastropyxis* (genre africain), à l'écart des deux autres représentants de ce groupe du Nouveau Monde inclus dans chacune de ces études.

Il apparaît toutefois à peu près certain que les espèces américaines du genre *Coluber* ne sont pas plus reliées à leurs congénères de l'Ancien Monde qu'à toutes les espèces de « racers » ou de « ratsnakes » parfois désignées sous ce genre. En conséquence de quoi Nagy *et al*. (2004) proposent de restreindre le genre *Coluber* aux seules espèces américaines, incluant l'espèce type *Coluber constrictor* ; le statut des autres espèces n'est pas encore déterminé, toujours considérées comme « *Coluber* » en attendant de plus amples précisions taxonomiques.

III-2-6-2 – Sous-famille des *Calamariinae*

La sous-famille des *Calamariinae* est un petit ensemble de 77 espèces relié à la sous-famille des *Colubrinae*. La grande majorité des espèces sont incluses dans le genre nominal *Calamaria*, qui compte 53 espèces. Les autres sont incluses dans les genres *Pseudorabdion* (12 espèces), *Macrocalamus* (7 espèces), *Calamorhabdium* (2 espèces) et les trois genres monotypiques *Collorhabdium* (*C. williamsoni*), *Etheridgeum* (*E. pulchrum*) et *Rabdion* (*R. forsteni*) ([D]).

Comme tous les derniers groupes que l'ont vient de voir, la sous-famille des *Calamariinae* est largement sous-étudiée. Ainsi, l'étude de Lawson *et al*. (2005) est la seule à en avoir intégré deux espèces au cours d'une étude moléculaire ; celles-ci (*Calamaria pavimenta* et *Pseudorabdion oxycephalum*) sont toujours sœurs l'une de l'autre dans cette étude.

Zaher (1999) a comparé la morphologie des hémipénis de *Calamaria linnaei, C. virgulata, C. septentrionalis* et *Macrocalamus lateralis*. Les trois espèces du genre nominal ont des hémipénis presque identiques, et très proches de ceux de *Macrocalamus* : les hémipénis sont légèrement bilobés, le sillon spermatique est centrifuge, les lobes sont couverts de calices dont les crêtes ne sont pas ornementées, et le corps de l'organe est complètement nu ; les crêtes des calices sont plus longues au niveau de la fourche que sur les lobes. Le sillon spermatique se divise au milieu du corps de l'hémipénis chez *Calamaria*, dans sa moitié distale chez *Macrocalamus*. Les hémipénis de ce dernier genre sont particuliers par la présence d'une zone de constriction autour du corps, dans sa région distale juste sous les lobes, sur laquelle se termine une longue crête tissulaire de chaque côté, étendue depuis la base de l'organe ; *Calamaria* ne présente pas cette zone de constriction, et ces crêtes latérales sont moins développées (Zaher, 1999)

Par ailleurs, tous les genres de *Calamariinae* partageraient comme synapomorphie la participation des os frontal et parasphénoïde, à l'exclusion de l'os pariétal, dans le bord du foramen orbital (bibliographie correspondante indiquée par Zaher, 1999).

<u>III-2-6-3 – Sous-famille des *Natricinae*</u> (arbre 21)

La sous-famille des *Natricinae* est un ensemble relativement important, de presque 200 espèces réparties dans 33 genres, 5 d'entre eux (genres *Amplorhinus, Limnophis, Natriciteres, Psammodynastes, Xenochrophis*) étant considérés comme *insertae sedis* dans cette sous-famille ([D]).

D'après Zaher (1999), tous les *Natricinae* présentent des hémipénis caractérisés par un sillon fortement centripète avec des branches larges, formant une zone nue sur la face médiale de chaque lobe (sauf chez *Amplorhinus*, *Psammodynastes* et *Xenochrophis*, raison pour laquelle ils ont été placés en *insertae sedis*) ; de plus, le sillon est parfois simple, auquel cas seule la branche gauche est présente ; aucun calice n'est présent, mais l'organe est couvert d'épines de taille moyenne.

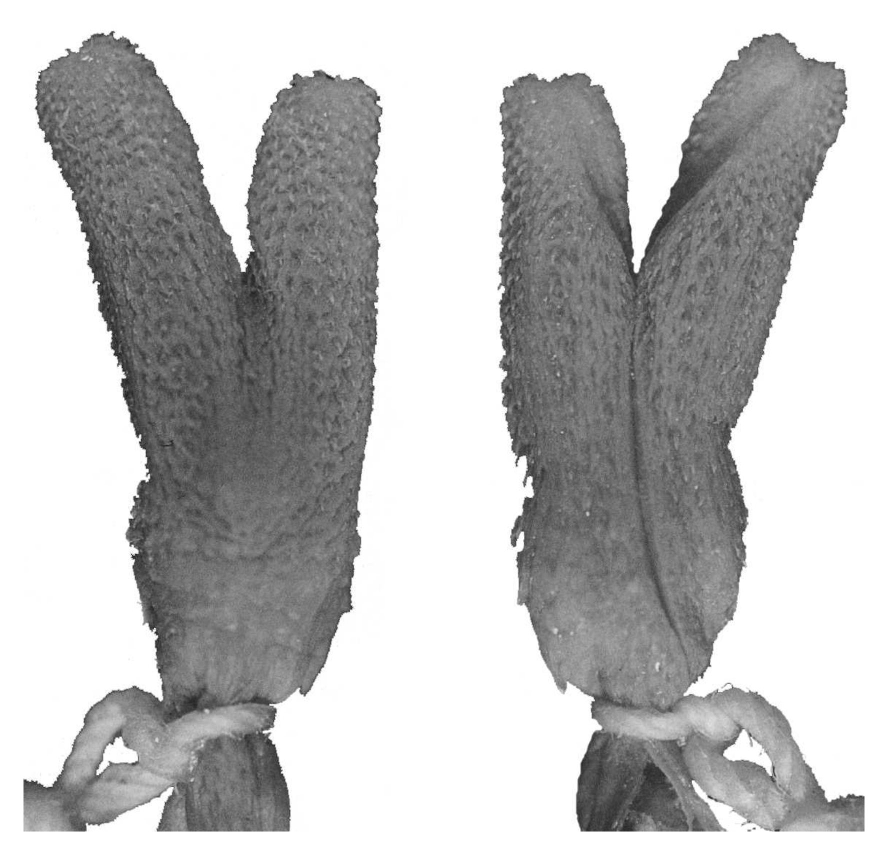


Figure 75. Hémipénis des *Natricinae*. Sont présentées les deux faces non-sillonée (gauche) et sillonnée (droite) des hémipénis d'*Atretium schistosum*. Tiré de Zaher (1999).

Comme la sous-famille des *Colubrinae*, les *Natricinae* sont répartis aussi bien dans l'Ancien que dans le Nouveau Monde et, comme précédemment, les taxons du Nouveau Monde sont regroupés dans une tribu, celle des *Thamnophini*. Seule une étude portant sur la phylogénie de cette classe a pu être trouvée.

La tribu des ***Thamnophini*** regroupe 9 genres pour une cinquantaine d'espèces au régime alimentaire (poissons, amphibiens, vers de terre, mammifères, crustacés) et au mode de vie (aquatique, terrestre, semi-fouisseur) variés. Alfaro et Arnold (2001) ont inclus dans une étude moléculaires 27 de ces espèces, représentant les neuf genres de la tribu. Leur résultats sont bien supportés par les indices statistiques.

La monophylie des *Thamnophini* y est bien supportée. Trois lignées se détachent, les relations entre elles n'étant toutefois pas résolues : le genre nominal (*Thamnophis*, 28 espèces), une classe *Nerodia*, regroupant les genres *Nerodia*, *Tropidoclonion* et une partie du genre *Regina*, et une classe dite des semi-fouisseurs rassemblant les genres *Clonophis*, *Virginia*, *Storeria*, *Seminatrix* et la seconde partie du genre *Regina* – la polyphylie de ce genre est donc fortement supportée.

Dans cette dernière classe, seuls les trois premiers genres sont réellement semi-fouisseurs. Les relations au sein de ce groupe ne sont pas résolues, à l'exception de *Seminatrix*, frère de *Regina rigida*, *R. alleni* leur étant basale. La ressemblance des micro-ornementations des écailles de ces trois espèces avait été préalablement interprétée comme une adaptation convergente au mode de vie aquatique, alors que cette étude montre qu'il s'agirait plutôt d'une synapomorphie. Mais du fait du support modéré de ces associations, cette affirmation est à considérer avec prudence.

Dans le groupe *Nerodia*, la démarcation de *N. cyclopion/N. floridana*, identifiée par de précédentes études (bibliographie correspondante donnée par Alfaro et Arnold, 2001), est confirmée ; le reste du genre *Nerodia* forme par contre une classe parfaitement supportée. L'association entre *Regina grahami* et *Tropidoclonion lineatum* est faiblement supportée, mais retrouvée dans les deux analyses ; les motifs de ces deux espèces sont assez voisins, formés de stries latérales, de taches sombres le long de la ligne médiane et sur le ventre, et de zébrures dorsales. *Tropidoclonion* est toutefois le seul membre du groupe à ne pas être semi-aquatique (préfère les endroits secs), à ne pas se nourrir de proies aquatiques (consomme des vers de terre) et à ne pas être restreint à l'est et au sud de l'Amérique du Nord (distribué au centre et à l'ouest de ce continent).

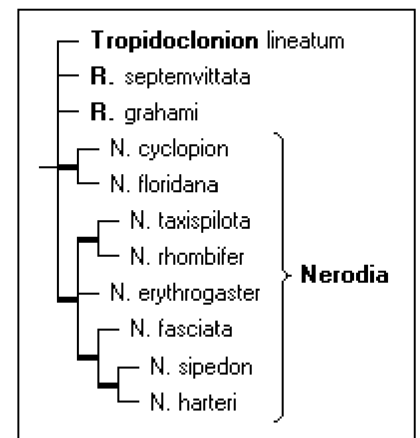


Figure 76. Phylogénie du groupe *Nerodia*. Les traits épais désignent les groupes bien soutenus ; l'abréviation « R. » désigne les deux espèces du genre *Regina*. D'après Alfaro et Arnold (2001).

La non-validité du genre *Regina* est donc sans appel : le genre se partage dans deux groupes (groupe *Nerodia* et groupe « semi-fouisseur »), chacune des paires formées au sein de ces groupes étant elle-même polyphylétique. Les auteurs (Alfaro et Arnold, 2001) précisent qu'il faudrait prendre des mesures taxonomiques pour ce genre, mais rien n'est formellement proposé.

La troisième classe est formée par le seul genre *Thamnophis*, nominal de cette tribu américaine ; sa monophylie est fortement supportée et sa phylogénie largement résolue (Alfaro et Arnold, 2001). Ce genre contient une trentaine d'espèces dont beaucoup sont très communes en Amérique du Nord. Ce groupe est caractérisé par une grande diversité d'écologie (formes terrestres et semi-aquatiques), de taille (de 46 à 163 cm), de régime alimentaire (vers, amphibiens, poissons, limaces, lézards, oiseaux, mammifères) (de Queiroz *et al.*, 2002).

La phylogénie de ce genre proposée par Alfaro et Arnold (2001) est globalement cohérente avec celle de de Queiroz *et al*. (2002), qui a inclus une liste presque exhaustive des espèces de ce genre, étudié par 4 gènes différents. Le seul point de désaccord concerne les taxons terminaux : de Queiroz *et al*. (2002) supportent fortement une classe terminale incluant notamment les espèces *elegans*, *ordinoides* et *atratus*, alors que Alfaro et Arnold (2001) supportent l'association de la paire *butleri/radix* avec *T. elegans*, la paire *ordinoides/atratus* étant basale du trio précédent. Ces deux constructions *a priori* différentes ne sont pas nécessairement en contradiction : on pense en effet que l'espèce *T. elegans* est polyphylétique, ce qui pourrait expliquer cette différence (les deux études n'ayant pas forcément pris les mêmes populations). Nous considèrerons tout de même ces relations comme non résolues.

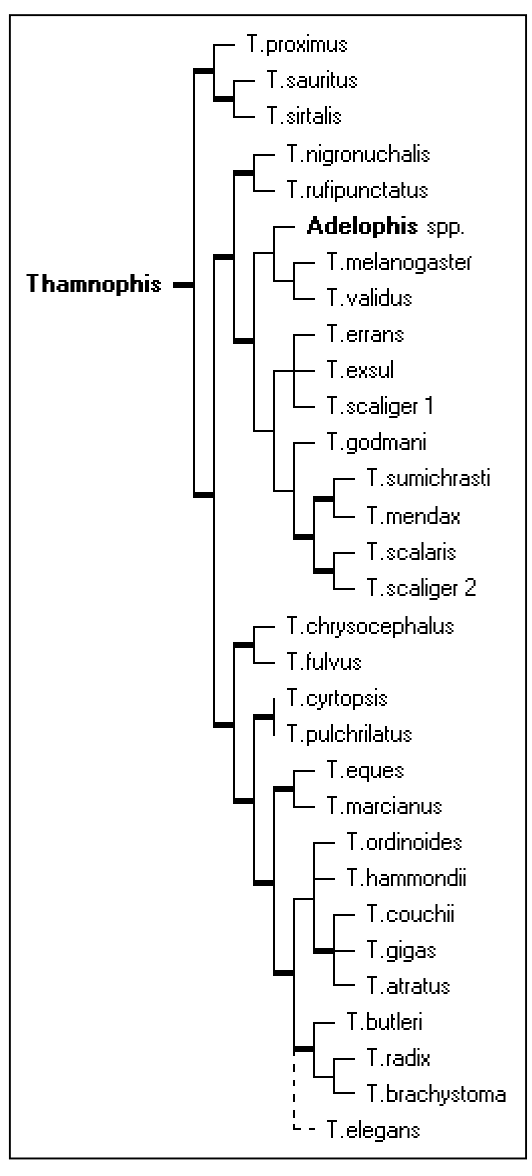


Figure 77. Phylogénie du genre *Thamnophis*. Strict consensus établi d'après après Alfaro et Arnold (2001) et de Queiroz *et al.* (2002). Les traits épais désignent les classes bien supportées. La position de *T. elegans* est considérée comme non-résolue ; le genre *Adelophis* rendrait le genre *Thamnophis* paraphylétique.

Signalons tout de même que l'espèce *Adelophis foxi* est incluse profondément au sein du genre *Thamnophis*, comme sœur de la paire *T. melanogaster/T. validus* (de Queiroz *et al.*, 2002). Les espèces du genre *Adelophis* partagent des caractères que n'ont pas les membres du genre *Thamnophis*, notamment la possession de 5 écailles supralabiales (contre au moins 6 chez tous les *Thamnophis*), et l'absence de réduction du nombre de rangées d'écailles dorsales postérieurement. De plus, les motifs zébrés de ces espèces ne sont pas retrouvées chez *Thamnophis*. Toutefois, les deux genres partagent comme synapomorphie la présence d'une plaque anale indivise. Aucune proposition taxonomique n'a été faite.

Il n'est pas utile ici de détailler toutes les relations interspécifiques trouvées par ces deux études (Alfaro et Arnold, 2001 ; de Queiroz *et al*., 2002), celles-ci sont données en figure 77. L'ensemble des relations définissant la tribu des *Thamnophini* est par ailleurs donné dans l'arbre 21 figurant en annexe.

III-2-6-4 – Sous-famille des *Pseudoxenodontinae*

Avec 11 espèces réparties dans deux genres (*Plagiopholis*, 5 espèces ; *Pseudoxenodon*, 6 espèces), la sous-famille des *Pseudoxenodontinae* est le plus petit ensemble supragénérique des *Colubroidea*. Le genre nominal est caractérisé par des hémipénis profondément bilobés, avec un sillon spermatique centrifuge divisé dans la région proximale du corps de l'organe ; les lobes sont ornementés distalement de calices spinulés réduits, et proximalement de rangées d'épines de moyenne taille, le passage de l'une à l'autre ornementation se faisant graduellement ; la surface médiale de chaque lobe est nue et les calices forment un organe bicalyculé, les bords de chaque capitulum étant ornés de longues franges papilleuses ; comme chez les *Xenodontinae*, la surface médiale nue des lobes n'est pas associée avec les calices (Zaher, 1999 ; cf. figure 78).

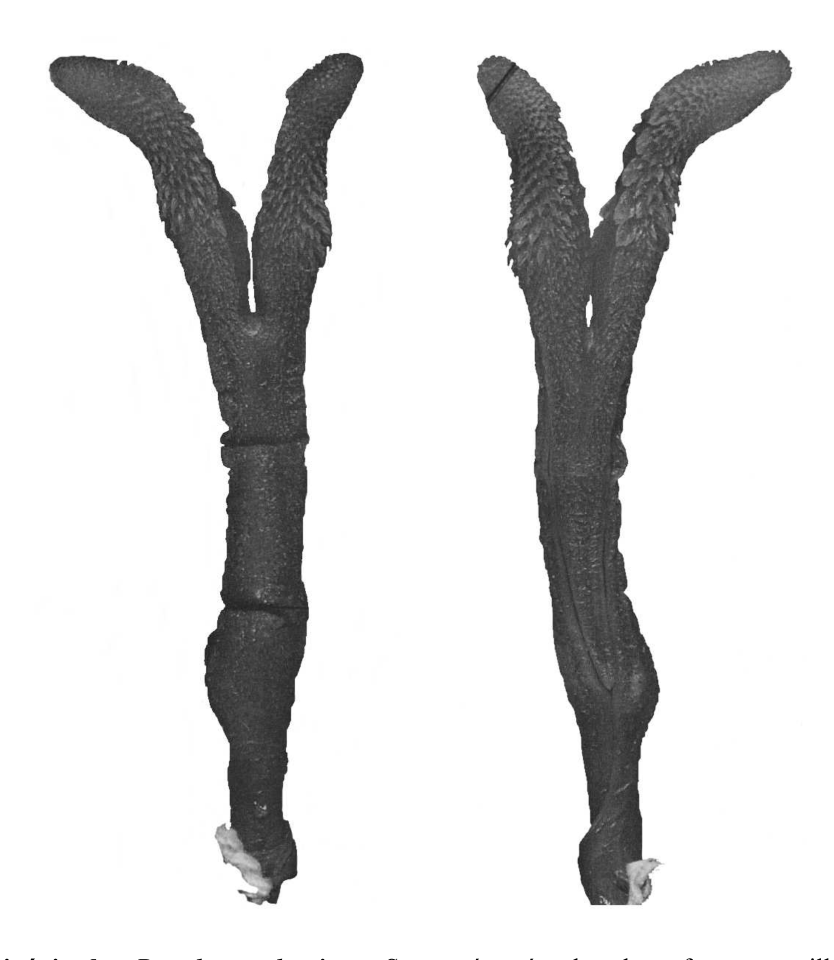


Figure 78. Hémipénis des *Pseudoxenodontinae*. Sont présentées les deux faces non-sillonée (gauche) et sillonnée (droite) des hémipénis de *Pseudoxenodon striaticaudatus*. Tiré de Zaher (1999).

III-2-6-5 – Sous-familles des *Xenodontinae* et *Dipsadinae* (arbre 22)

Les deux dernières sous-familles qu'il nous reste à voir sont étudiées en même temps. Un examen rapide de la répartition de leurs membres, réalisé dans la partie III-1-4-3, montrait en effet que ces serpents américains formaient ensemble une classe, mais que les limites entre ces deux groupes étaient mal définies.

La sous-famille des *Xenodontinae*, telle qu'elle est actuellement définie par l'EMBL Reptile Database ([D]), compte 370 espèces réparties dans 41 genres ; celle des *Dipsadinae* rassemble 260 espèces pour 45 genres. Le plus grand nombre de genres au sein de la famille des *Dipsadinae* pourtant plus petite s'explique notamment par un grand nombre de genres mono-, di- ou tritypiques inclus dans cette sous-famille comme *insertae sedis*.

III-2-6-5-1 – Considérations morphologiques

La classification admise par l'EMBL Reptile Database ([D]), y compris pour les taxons placés en *insertae sedis*, correspond à celle proposée par Zaher (1999) à l'issue d'une étude détaillée de la morphologie des hémipénis de ces deux groupes. Cette étude, dont les résultats ont largement été utilisés dans la classification des différentes familles et sous-familles vues précédemment, portait plus spécifiquement sur les *Xenodontinae*, raison pour laquelle ses résultats seront un peu plus détaillées ici.

III-2-6-5-1-1 – Sous-famille des *Dipsadinae*

Les *Dipsadinae* sont caractérisés par une réduction voire une perte de la bilobation (caractère observé dans d'autres groupes ainsi que chez certains *Xenodontinae*), par l'unicapitation (condition variable dans cette sous-famille, mais elle peut être considérée comme une synapomorphie de certains *Dipsadinae*) et par la division distale du sillon spermatique, à la base ou au sein du capitulum. Ce dernier caractère peut réellement être considéré comme une synapomorphie de ce groupe si l'on considère que seul le genre malgache *Geodipsas* possède cette condition en dehors de la sous-famille. Les hémipénis de *Geodipsas* sont toutefois typiques des *Pseudoxyrhophiinae*, et l'inclusion de ce genre à cette sous-famille ne fait aucun doute (Zaher, 1999).

Les genres *Carphophis, Contia, Diadophis, Hydromorphus, Nothopsis, Synophis, Xenopholis* et tous les genres dits « tachyméninés » (*Calamodontophis, Gomesophis, Pseudotomodon, Tachymenis, Thamnodynastes, Tomodon*) sont communément considérés comme ayant une position incertaine au sein des *Colubroidea*. Zaher (1999) les considère comme des *Dipsadinae insertae sedis* du fait de cette division distale du sillon spermatique partagée également par ces genres.

Zaher (1999) reconnaît également la validité de la tribu des ***Dipsadini***, composée des genres *Dipsas*, *Sibon*, *Sibynomorphus* et *Tropidodipsas*. De même, le genre *Atractus* forme sûrement avec *Adelphicos* un ensemble monophylétique du fait de la présence chez ces deux genres d'un muscle cervicomandibulaire bien développé s'étendant postérieurement, loin en arrière de la nuque (Zaher, 1999). Par ailleurs, les *Dipsadini*, avec les genres *Geophis*, *Ninia*, *Enulius*, *Enuliophis*, *Chersodromus* et la classe *Atractus/Adelphicos*, partagent la présence d'un muscle releveur de l'angle de la bouche bien développé et complètement différencié. Cette apomorphie n'est autrement présente que chez le genre *Scaphiodontophis* (*Colubrinae*

du Nouveau Monde), preuve assez forte de la monophylie de ce groupe de serpents par ailleurs très spécialisés (Zaher, 1999).

Les genres *Geophis, Ninia, Enulius, Enuliophis* et *Chersodromus* se partagent en plus la condition dérivée d'une glande de Harder bien développée, atteignant le bord antérodorsal de la partie postérieure du muscle adducteur externe médial de la mandibule. Enfin, les genres *Enulius, Enuliophis* et *Geophis*, à l'exclusion de *Ninia* et *Chersodromus*, ont une expansion postérieure de la glande infralabiale, qui tend à se trouver entourée par les fibres les plus latérales de la partie postérieure de ce même muscle, lesquelles agissent ainsi comme « muscle compresseur de la glande » (Zaher, 1999).

La tribu des ***Leptodeirini***, caractérisée par la même condition d'hémipénis unilobé et unicalyculé que les *Dipsadini* a également été considérée comme monophylétique. Ce groupe de 5 genres (*Cryophis, Eridiphas, Hypsiglena, Imantodes* et *Leptodeira*) est supporté par des critères immunologiques (bibliographie correspondante donnée par Zaher, 1999). Il se pourrait que seuls les quatre derniers genres forment un ensemble monophylétique, caractérisé par un sillon spermatique presque entièrement indivis (considéré comme une synapomorphie de ces quatre genres).

III-2-6-5-1-2 – Sous-famille des *Xenodontinae*

La sous-famille des *Xenodontinae* est caractérisée par deux synapomorphies au niveau des hémipénis : présence des rangées de grandes épines latérales principalement limitées aux côtés du corps de l'organe, sauf leurs extrémités distale et proximale ; présence de deux régions ornementées distinctes sur les lobes, la face sillonée portant un capitulum, la face non-sillonée présentant des calices corporels faiblement développés, ou parfois complètement nue ; ces calices peuvent être spinulés ou papilleux (Zaher, 1999).

Aucun des autres serpents étudiés par Zaher (1999) ne présentait l'une ou l'autre de ces conditions. Les genres *Diadophis*, *Carphophis* et les « tachyméninés » (cf. partie précédente) présentent une condition intermédiaire, possédant des calices légèrement élargis sur la face non-sillonée des lobes, mais ne présentent pas de division claire de la surface lobaire en deux régions calyculée et non calyculée, les calices faisant clairement partie du capitulum.

Des études immunologiques antérieures (bibliographie donnée par Zaher, 1999) ont suggéré que les six genres nord-américains de l'ensemble des *Xenodontinae sensu lato* se détachaient des autres : Zaher (1999) considère les genres *Conophis, Heterodon* et *Farancia* comme faisant partie des *Xenodontinae* car ils possèdent ces deux synapomorphies caractérisant la sous-famille ; il suit toutefois la distinction proposée par ces études immunologiques pour les trois autres genres – *Contia, Carphophis* et *Diadophis* – en les plaçant dans les *Dipsadinae* comme *insertae sedis*, partageant plus d'affinités avec cette sous-famille qu'avec celle des *Xenodontinae*.

III-2-6-5-1-2-1 – Populations insulaires

Aucune synapomorphie des hémipénis ne caractérise le groupe des *Xenodontinae* des îles amérindiennes composant le groupe des « alsophinés », rassemblant les genres *Alsophis*, *Arrhyton, Darlingtonia, Hypsyrhynchus, Ialtris, Saphenophis* et *Uromacer*. En particulier, les espèces du genre *Alsophis* présentes aux Galapagos et le genre continental *Saphenophis* ne présentent aucune apomorphie hémipénienne qui puisse les rattacher aux autres « alsophinés » (Zaher, 1999). Ceux-ci ont tendance à présenter une réduction des ornementations de la face non sillonée des lobes ; ces réductions présentent des schémas particuliers pour ces différents genres, suggérant des évènements indépendants de réduction.

De plus, l'examen des hémipénis du genre *Arrhyton* suggère que ce genre serait polyphylétique par la position des genres *Antillophis* et *Darlingtonia*. Trois populations se dessinent dans ce genre : une population cubaine (*A. taeniatum, A. landoi* et *A. vittatum*), une population jamaïcaine (*A. funereum, A. polylepis* et *A. callilaemum*) et l'espèce porto-ricaine *A. exiguum*, cette dernière étant rapprochée des genres *Antillophis* et *Darlingtonia* (Zaher, 1999). Chacun de ces groupes est caractérisé par au moins une synapomorphie (se reporter à Zaher, 1999 pour plus de détails sur cette question).

De même, la morphologie des hémipénis permet de séparer le genre *Antillophis* en deux populations distinctes : les espèces des Grandes Antilles *A. cantherigerus* et *A. vudii* ont des affinités avec *Antillophis andreae*, alors que les espèces des Petites Antilles (*A. antiguae, A. antillensis, A. rijersmai* et *A. rufiventris*) partagent un hémipénis bicalyculé et semicapité avec *Alsophis anomalus* et *Hypsirhynchus ferox*, de l'île d'Hispaniola, et *Alsophis portoricensis* de celle de Porto Rico. Le genre *Ialtris* pourrait également être rapproché de ce précédent assemblage par la présence de voiles sur les lobes dans une position typiquement « bicalyculée », considérés par l'auteur (Zaher, 1999) comme une évolution secondaire de cette condition bicalyculée.

III-2-6-5-1-2-2 – Populations continentales

Plusieurs assemblages peuvent être reconnus au sein des genres continentaux de *Xenodontinae* sur la seule base de la morphologie des hémipénis. Ainsi, les genres sud-américains *Conophis, Erythrolamprus, Helicops, Liophis, Lystrophis, Manolepis, Psomophis, Tropidodryas, Waglerophis* et le genre nominal *Xenodon* présentent des épines latérales élargies (condition caractérisant les *Xenodontinae*) mais présentent une face médiale ou non-sillonée nue ou ornée de spinules ou de voiles plutôt que de présenter des calices.

Les genres *Hydrops* et *Pseudoeryx* sont les seuls à être considérés comme des *Xenodontinae* tout en ne présentant aucune des deux synapomorphies caractéristiques de la sous-famille : leur rattachement se fait par des homologies avec le genre *Helicops* au niveau du muscle adducteur externe superficiel de la mandibule (Zaher, 1999).

Les genres *Xenoxybelis, Pseudablables* et *Philodryas* ont des hémipénis très similaires. Ce dernier genre pourrait être paraphylétique : le groupe *olfersii* (*P. cordata, P. olfersii, P. viridissima*) présente de fortes affinités avec le genre *Xenoxybelis* (calices s'étendant depuis la base de l'organe jusqu'à son extrémité sur la face non-sillonée, et forme générale de l'organe en coeur), alors que le groupe *chamissonis* (*P. aestiva, P. borellii, P. chamissonis, P. livida, P. patagoniensis*) se rapproche plutôt du genre *Pseudablables* bien qu'aucune synapomorphie unisse sans ambiguité ce groupe *chamissonis* (Zaher, 1999).

La monophylie des ***Pseudoboini*** (genres *Boiruna, Clelia, Drepanoides, Oxyrhopus, Phimophis, Pseudoboa, Rachidelus, Siphlophis*) est supportée par 9 synapomorphies, quatre d'entre elles ayant trait aux hémipénis : présence d'une paire de poches calcyculaires au niveau de la fourche ; épines latérales s'étendant au niveau des crêtes lobaires ; crêtes lobaires dilatées, au moins dans leur partie basale ; hémipénis légèrement ou profondément bicalyculés et bicapités (Zaher, 1999). Les cinq autres synapomorphies sont : présence de deux points pigmentés sur le palais ; présence d'un processus antéro-dorsal sur l'aile latérale de l'os préfrontal ; portion postérieure de l'os palatin (en arrière du processus voméral) nettement plus court que le processus dental ; portion dorsale du processus palatin de l'os vomer formant une apophyse sur laquelle s'attache le rétracteur du vomer (résultat de la perte du foramen vomérien) ; processus articulaire maxillaire distinct de l'os préfrontal (Vidal *et al*., 2000).

Par ailleurs, la tribu des ***Elapomorphini*** (genres *Apostolepis, Elapomorphus, Phalotris*) est également bien soutenue par des homologies musculaires : les fibres dorsales du muscle adducteur superficiel externe de la mandibule forment une boucle en U autour de la glande à venin – appelée « glande de Duvernoy » par Zaher (1999) – les fibres ventrales s'attachant sur le fascia de la glande pour agir comme compresseur de la glande ; déplacement postérieur de ce muscle, conduisant à une position dorsale de la glande de Harder ; hypertrophie du muscle rétracteur de l'os carré ; et réduction voire perte du ligament quadrato-maxillaire. Précisons qu'*Elapomorphus quinquelineatus* ne possède pas ces première et dernière conditions (Zaher, 1999). La tribu est par ailleurs soutenue par la présence d'un hémipénis semicalyculé avec des épines latérales élargies et des calices sur la face non-sillonée des lobes et sur le corps de l'organe (Zaher, 1999).

III-2-6-5-2 – Considérations moléculaires

Il est regrettable que ces données hémipéniennes parfois très précises ne puissent pas être corroborées par un grand nombre d'études moléculaires portant sur la phylogénie des *Xenodontinae sensu lato*. La plus complète réalisée à ce jour est celle de Vidal *et al*. (2000), incorporant 59 espèces réparties dans 31 genres de *Xenodontinae* et de *Dipsadinae*.

III-2-6-5-2-1 – Relations supérieures des *Xenodontinae s.l.*

Cette étude (Vidal *et al*., 2000) montre très nettement la répartition géographique des genres de cet ensemble : les deux taxons nord-américains intégrés dans cette étude (*Farancia abacura* et *Heterodon nasicus*) se placent en position basale du groupe, suivis par deux groupes monophylétiques constitués respectivement par les serpents sud-américains et ceux d'Amérique Centrale.

Tous les taxons d'Amérique Centrale (genres *Atractus, Dipsas, Imantodes, Leptodeira, Tretanorhinos* dans cette étude ; Vidal *et al*., 2000) sont des *Dipsadinae*. En revanche, les deux autres membres de cette sous-famille inclus à cette étude (*Taeniophallus brevirostris* et *Thamnodynastes pallidus*) sont très nettement inclus au sein des serpents d'Amérique du Sud.

Les deux sous-familles des *Dipsadinae* et des *Xenodontinae* apparaissent donc polyphylétique, cette dernière étant en plus paraphylétique par l'inclusion des deux espèces erratiques de *Dipsadinae*.

Les autres études incorporant un nombre suffisant de « *Xenodontinae* » *sensu lato*, avec des représentants des trois continents américains, sont largement en accord avec ces observations : Pinou *et al*. (2004) et Lawson *et al*. (2005) supportent fortement la monophylie des populations sud- et centraméricaines, respectivement. Par ailleurs, ces deux études supportent la monophylie des serpents d'Amérique du Nord à l'exclusion du genre *Heterodon*, qui se détache pour former un quatrième groupe ; dans l'étude de Pinou *et al*. (2004), ce genre *Heterodon*, dont la monophylie est bien supportée, est séparé de tous les autres membres du groupe des *Xenodontinae sensu lato* par la présence des deux *Natricinae* incorporés à cette étude (cette position des *Natricinae* n'étant que faiblement supportée). Enfin, il est intéressant de remarquer que les deux constructions de Kelly *et al*. (2003) supportant la monophylie des *Xenodontinae sensu lato* (rendus paraphylétiques par la position du genre *Homoroselaps* dans les deux autres analyses) supportent la monophylie des classes sud- et centraméricaines, respectivement et collectivement, les serpents d'Amérique du Nord étant placés en position basale, s'accordant ainsi exactement avec l'étude de Vidal *et al*. (2000).

III-2-6-5-2-2 – *Dipsadinae* centraméricains

Les serpents d'Amérique Centrale sont largement sous-représentés dans les études moléculaires, avec respectivement 6 et 11 spécimens incorporés dans les études de Pinou *et al.* (2004) et de Vidal *et al*. (2000), seuls les genres *Atractus, Tretanorhinus, Dipsas, Imantodes* et *Leptodeira* étant représentés. Tous ces serpents appartiennent à la famille actuellement reconnue des *Dipsadinae* ([D]).

Les relations entre ces genres ne peuvent raisonnablement pas être considérées avec un indice de confiance important. Il semble toutefois que les genres *Immantodes* et *Leptodeira* trouvent ensemble des affinités en position basale de ce groupe, le genre *Tretanorhinus* s'alliant préférentiellement avec le genre *Atractus*. Les ensembles morphologiques, reconnus notamment par Zaher (1999) par la morphologie des hémipénis, ne peuvent toutefois pas être discutées ici par défaut d'un « ingroup » suffisant.

III-2-6-5-2-3 – *Xenodontinae* sud-américains (arbre 23)

Dans les deux études de Pinou *et al.* (2004) et de Vidal *et al*. (2000), la sous-famille des *Xenodontinae* est plus fortement représentée. Cinq ensembles y sont nettement distingués, tous correspondant à des groupes reconnus par Zaher (1999).

III-2-6-5-2-3-1 – Tribu des *Hydropsini*

La tribu des *Hydropsini*, formée des genres aquatiques *Helicops, Hydrops* et *Pseudoeryx*, est parfaitement supportée dans les deux études de Pinou *et al*. (2004) et de Vidal *et al*. (2000). Les genres *Hydrops* et *Pseudoeryx* sont rapprochés par le fait qu'ils ne possèdent aucune des deux synapomorphies hémipéniennes caractérisant la sous-famille des *Xenodontinae*. Mais Zaher (1999) les considère comme membres de cette sous-famille du fait de leur rapprochement morphologique du genre *Helicops*, au niveau notamment du muscle adducteur externe superficiel de la mandibule (cf. partie III-2-6-5-1-2-2). Ceci donne un très fort crédit à la relation (*Helicops* (*Pseudoeryx, Hydrops*)) trouvée dans les deux analyses moléculaires (Vidal *et al*., 2000 ; Pinou *et al*., 2004).

III-2-6-5-2-3-2 – Tribu des *Pseudoboini*

La tribu des *Pseudoboini*, telle que définie dans la partie III-2-6-5-1-2-2 par Zaher (1999), parfaitement supportée par huit synapomorphies, est largement retrouvée dans les analyses moléculaires (Vidal *et al*., 2000 ; Pinou *et al*., 2004). Dans ces deux études, les genres *Siphlophis* et *Oxyrhopus* sont en position basale (*Tripanurgos* est en plus frère de *Siphlophis* dans l'étude de Vidal *et al*., 2000 ; le premier genre est « synonymé » au second par l'EMBL Reptile Database, [D]), le genre *Drepanoides* étant frère de la paire *Clelia/Pseudoboa*.

III-2-6-5-2-3-3 – Tribu des *Xenodontini*

La tribu des *Xenodontini*, composée dans ces études (Vidal *et al*., 2000 ; Pinou *et al*., 2004) des genres *Xenodon, Liophis* et *Erythrolamprus*, est également bien supportée. Le genre nominal est en position basale des deux autres. Notons que Vidal *et al*. (2000), qui ont incorporé 5 espèces du genre *Liophis*, montrent que *E. aesculapii*, seul représentant dans cette étude du genre *Erythrolamprus*, est sœur de *L. typhlus* rendant ce genre paraphylétique. Ces deux genres ont des hémipénis très similaires (Vidal *et al*., 2000).

Signalons que, en plus de partager des hémipénis voisins, les membres de cette tribu ont un comportement défensif original commun, marqué par l'aplatissement du cou voire le déploiement d'une coiffe (Vidal *et al*., 2000).

III-2-6-5-2-3-4 – Genres *Xenoxybelis* et *Philodryas*

Zaher (1999) avait rapproché les genres *Xenoxybelis*, *Pseudablabes* et *Philodryas* dont les hémipénis étaient très similaires, la monophylie de ce dernier genre pouvant éventuellement être remise en question par la position des deux premiers genres.

Le genre monotypique *Pseudablabes* (*P. agassizii*) n'a pas été inclus dans les études moléculaires de Pinou *et al*. (2004) et de Vidal *et al*. (2000), mais les deux autres genres se groupent toujours ensemble dans ces deux études. De plus, Vidal *et al*. (2000) placent *P. viridissimus* comme taxon frère de *Xenoxybelis argenteus*, ainsi séparée de *P. olfersii* et *P. baroni*. Cette polyphylie du genre *Philodryas* ne correspond toutefois pas à celle annoncée par Zaher (1999 ; cf. partie III-2-6-5-1-2-2), mais il est difficile de conclure tant cet échantillon est peu représentatif de l'ensemble du groupe.

III-2-6-5-2-3-5 – Genres insulaires

Dans les deux analyses moléculaires (Vidal *et al*., 2000 ; Pinou *et al*., 2004), la classe formée par les genres des îles amérindiennes est bien supportée, formant le plus gros des groupes étudiés. Cette classe pourrait géographiquement se rapprocher plutôt des espèces centraméricaines, mais son insertion au groupe d'Amérique du Sud ne fait aucun doute. La monophylie de ce groupe, indépendamment des caractères d'hémipénis, est supportée par une taille petite à moyenne et une allure fine, par un habitus diurne, par la subjugation des proies par un autre processus que la constriction, par un habitat au sol et par un régime principalement à base de lézards (Vidal *et al*., 2000).

Le genre *Uromacer* y occupe toujours la position la plus basale (Vidal *et al*., 2000 ; Pinou *et al*., 2004), en accord avec la distinction de ses hémipénis (Zaher, 1999).

La polyphylie du genre *Arrhyton* avait été annoncée par Zaher (1999), elle est confirmée par Vidal *et al.* (2000). Dans les deux analyses, les membres cubains (*A. dolichura, A. landoi, A. procerum, A. supernum, A. taeniatum, A. tanyplectum, A. vittatum*) forment un groupe monophylétique, en accord avec les données de Zaher (1999) ; ce groupe est le second des « alsophinés » à diverger. Dans ce groupe, *A. landoi* et *A. taeniatum* occupent une position basale, *A. vittatum* et *A. supernum* sont sœurs, et le groupe (*procerum* (*dolichura*, *tanyplectum*)) est bien soutenu.

L'isolement de l'espèce *Arrhyton exiguum* (Porto Rico) et son rapprochement des espèces des Petites Antilles du genre *Alsophis* (*A. antiguae* et *A. antillensis*), annoncés par Zaher (1999), sont également retrouvés par Vidal *et al.* (2000). Ce groupe est le suivant à diverger (Vidal *et al.*, 2000 ; Pinou *et al.*, 2004).

Les relations terminales sont moins bien résolues. On distingue toutefois un groupe monophylétique composé des espèces jamaïcaines du genre *Arrhyton* (*A. funereum, A. polylepis* et *A. callilaemum*, celle-ci étant sœur de celles-là), identique à celui proposé par Zaher (1999), rapproché d'*Antillophis parvifrons* et d'*Hypsyrhynchus*.

Les espèces des Grandes Antilles du genre *Alsophis* (*A. cantherigus*, *A. vudii*) se groupent avec l'espèce portoricaine *A. portoricensis* ; leurs affinités avec *Antillophis andreae* ne sont toutefois pas résolues (Vidal *et al.*, 2000).

III-2-6-5-2-3-6 – <u>Relations entre ces groupes</u>

Les relations entre ces 5 ensembles monophylétiques sont difficiles à juger : l'analyse morphologique de Zaher (1999), si elle identifie bien ces groupes, ne dit rien de leurs relations, et les trois analyses moléculaires (celle de Pinou *et al.*, 2004, et les deux de Vidal *et al.*, 2000) donnent des résultats divergents.

L'association du genre *Hydrodynastes* avec la tribu des *Pseudoboini* est supportée génétiquement (Vidal *et al.*, 2000 ; Pinou *et al.*, 2004) et morphologiquement par la présence de calices de l'hémipénis formant deux lignes distinctes depuis la base à l'extrémité distale des lobes, et par la présence d'une crête sur la face interne des lobes (Zaher, 1999).

L'intégration au groupe sud-américain des deux genres actuellement placés dans les *Dipsadinae* en *insertae sedis* (*Thamnodynastes, Taeniophallus*) ne fait aucun doute par la génétique, mais leurs positions sont beaucoup moins certaines : frères l'un de l'autre dans l'étude de Pinou *et al.* (2004), ils sont soit successivement et dans cet ordre frères des *Xenodontini*, soit respectivement frères des *Hydropsini* et des *Xenodontini* dans l'étude de Vidal *et al.* (2000).

Enfin, dans les deux analyses de Vidal *et al.* (2000), l'espèce *Alsophis elegans* se démarque du reste du genre en même temps que des espèces insulaires, soit basale des serpents sud-américains dans une polytomie non résolue, soit basale de la classe formée des genres *Phylodryas* et *Xenoxybelis* et des espèces insulaires.

En conclusion, la morphologie des hémipénis (Zaher, 1999) permet de séparer assez efficacement ce groupe des « *Xenodontinae* » *sensu lato* en deux sous-familles, dont la monophylie n'est toutefois pas supportée par les études moléculaires ; Pinou *et al*. (2004) nous mettent d'ailleurs en garde contre le fait d'établir une classification sur la seule base de la comparaison des hémipénis. Celle-ci permet quand même de retrouver la majorité des associations identifiées dans les analyses moléculaires.

Il est étonnant qu'aucune proposition taxonomique n'ait été faite pour remédier à la para-/polyphylie de ces deux sous-familles. En particulier, l'intégration des deux genres *Taeniophallus* et *Thamnodynastes* au sein de la famille des *Xenodontinae*, et la séparation des genres nord-américains de leurs sous-familles respectives actuelles permettraient de former une sous-famille des *Dipsadinae* monophylétique d'Amérique Centrale, une sous-famille des *Xenodontinae* monophylétique d'Amérique du Sud, et une sous-famille des serpents d'Amérique du Nord dont la monophylie serait encore à déterminer. Rappelons tout de même qu'un échantillon exhaustif des genres de ces trois groupes géographiques ne peut pas être incorporé pour le moment aux études moléculaires, limitant d'autant la précision des données.

L'ensemble des relations identifiées pour la classe des *Xenodontinae sensu lato* est présentée dans les arbres 22 et 23 figurant en annexe.

Conclusion

La phylogénie du vivant est en perpétuelle évolution, s'accompagnant régulièrement de son cortège de révisions taxonomiques. L'utilisation récente de la génétique dans ce domaine a permis de révéler comme fausses un certain nombre d'associations morphologiques considérées comme presque certaines, et un certain nombre des certitudes d'aujourd'hui se révèleront probablement fausses dans un avenir proche.

C'est dans ce contexte particulier qu'a été faite la phylogénie des serpents, et plus particulièrement la réorganisation des relations supérieures de la superfamille des *Colubroidea*. Celle-ci était jusqu'à présent séparée en quatre familles (cinq si on lui rajoute la famille des Acrochordidae) correspondant largement aux groupements morphologiques identifiés sur la base de la dentition de ces serpents.

La classification appliquée ici, proposée par Lawson *et al.* (2005) et validée rétrospectivement par la grande majorité des études antérieures, change le rang taxonomique de deux de ces familles – « *Elapidae* » et « *Atractaspididae* » *sensu* EMBL Reptile Database ([D]) – et morcelle la famille principale des *Colubroidea* – « *Colubridae* » *sensu* EMBL Reptile Database ([D]) – ne laissant donc inchangée que la famille des *Viperidae*. La systématique qui en résulte considère ainsi six familles, correspondant nettement plus aux récentes découvertes phylogénétiques. Bien évidemment, un nombre important d'études sera nécessaire pour valider ces changements, et pour définir « avec certitude » les relations qui existent entre ces familles.

Si le but principal de cette thèse – celui qui en a été le déclencheur – était la mise à jour de ces relations familiales et sub-familiales, les étages supérieurs et inférieurs de la phylogénie des serpents n'ont pas pour autant été épargnés par les révisions récentes imposées par la génétique. Les relations supérieures de l'ordre des squamates ont ainsi été redéfinies pour tenir compte des découvertes génétiques dans un contexte de cohérence morphologique. En particulier, si la position des serpents est encore incertaine, leur inclusion au sein des *Toxicofera* permet d'expliquer un certain nombre des caractères des glandes salivaires de ce groupe. Quant à l'étage inférieur des relations phylogénétiques des serpents, très variablement étudiées, la sous-famille des crotales est très bien résolue, s'accompagnant elle aussi de plusieurs révisions taxonomiques (genre *Trimeresurus sensu lato* notamment).

Cette thèse a donc été l'occasion de faire un recueil des connaissances actuelles sur la phylogénie des serpents. La grande diversité de ce sous-ordre – presque 3000 espèces – rend aujourd'hui l'exhaustivité d'un tel travail impossible, et un grand nombre de relations n'ont pu être résolues : place phylogénétique des serpents, taxonomie du complexe *Bothrops*, phylogénie des serpents marins, relations supérieures au sein des groupes communément considérés comme « non-venimeux », etc. Le développement constant des moyens phylogénétiques, avec notamment la création de banques de séquences génétiques ([E]), permettra sans doute de répondre bientôt à ces questions. Dans ce contexte, ce travail se voulait donc fournir une base à l'établissement de l'ensemble de l'arbre des serpents.



Direction de l'Enseignement et de la Vie Universitaire

AGREMENT ADMINISTRATIF

Je soussigné, A. MILON, Directeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, certifie que

Mr. VALLI Vincent

a été admis(e) sur concours en : 2001

a obtenu son certificat de fin de scolarité le : 6 Juillet 2006

n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.

AGREMENT SCIENTIFIQUE

Je soussigné, Jacques DUCOS de LAHITTE, Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse,

autorise la soutenance de la thèse de :

Mr. VALLI Vincent

intitulée :

Actualisation des connaissances sur la systématique et la phylogénie des serpents

Le Professeur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Professeur Jacques DUCOS de LAHITTE

Vu :
Le Directeur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Professeur Alain MILON

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE – DIRECTION ENSEIGNEMENT

Vu :
Le Président de la thèse :
Professeur Jean-François MAGNAVAL

Vu le : 12 JAN. 2007
Le Président
de l'Université Paul Sabatier
Professeur Jean-François SAUTEREAU

UNIVERSITE PAUL SABATIER TOULOUSE



Références bibliographiques

Alfaro ME, Arnold SJ (2001). Molecular systematics and evolution of *Regina* and the thamnophiine snakes. *Mol. Phylogenet. Evol*. **21**(3):408-423

Alvarado-Diaz J, Campbell JA (2004). A new montane rattlesnake (*Viperidae*) from Michoacan, Mexico. *Herpetologica* **60**(2):281-286

Alvarez-Valin F (2002). "Neutral theory". In: Pagel M, Frank SA, Godfray C, Hall, BK, Hawkes K, Hillis DM, Kodric-Brown A, Lenski RE, Pomiankowski A (Eds.). *Encyclopedia of Evolution*, 2 vol., Oxford University Press. Pp. 815-821

Ashton KG, de Queiroz A (2001). Molecular systematics of the western rattlesnake, *Crotalus viridis* (*Viperidae*), with comments on the utility of the D-Loop in phylogenetic studies of snakes. *Mol. Phylogenet. Evol* **21**(2):176-189

Babocsay G (2004). A new species of saw-scaled viper of the *Echis coloratus* complex (*Ophidia*: *Viperidae*) from Omam, Eastern Arabia. *Systematics and Biodiversity* **1**(4):503-514

Bielawski JP (2002). "Phylogenetic inference", an overview. In: Pagel M, Frank SA, Godfray C, Hall, BK, Hawkes K, Hillis DM, Kodric-Brown A, Lenski RE, Pomiankowski A (Eds.). *Encyclopedia of Evolution*, 2 vol., Oxford University Press. Pp. 891-895

Broadley DG (1996). A review of the tribe *Atherini* (*Serpentes*: *Viperidae*), with the descriptions of two new genera. *Afr. J. Herpetol*. **45**:40-48

Broadley DG, Wüster W (2004). A review of the southern African 'non-spitting' cobras (*Serpentes: Elapidae: Naja*). *Afr. J. Herp*. **53**(2):101-122

Buckley L, Kearney M, de Queiroz K (2000). Slowly-evolving protein loci and higher-level snake phylogeny: a reanalysis. *Herpetologica* **56**(3):324-332

Burbrink FT (2002). Phylogeographic analysis of the cornsnake (*Elaphe guttata*) complex as inferred from maximum likelihood and Bayesian analyses. *Mol. Phylogenet. Evol*. **25**(3):465-476

Burbrink FT, Lawson R, Slowinski JB (2000). Mitochondrial DNA phylogeography of the polytypic North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): a critique of the subspecies concept. *Evolution* **54**(6):2107-2118

Caldwell MW (1999). Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zool. J. Linn. Soc*. **125**(1):115-147

Campbell JA, Smith EN (2000). A new species of arboreal pitviper from the Atlantic versant of northern Central America. *Rev. Biol. Trop*. **48**:1001-1013

Carranza S, Arnold EN, Pleguezuelos JM (2006). Phylogeny, biogeography, and evolution of two Mediterranean snakes, *Malpolon monspessulanus* and *Hemorrhois hippocrepis* (*Squamata, Colubridae*), using mtDNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol*. **40**(2):532-546

Castoe TA, Chippindale PT, Campbell JA, Ammerman LA, Parkinson CL (2003). Molecular systematics of the Middle American jumping pitvipers (genus *Atropoides*) and phylogeography of the *Atropoides nummifer* complex. *Herpetologica* **59**(3):420-431

Castoe TA, Parkinson CL (2006). Bayesian mixed models and the phylogeny of pitvipers (*Viperidae: Serpentes*). *Mol. Phylogenet. Evol*. **39**(1):91-110

Castoe TA, Sasa MM, Parkinson CL (2005). Modeling nucleotide evolution at the mescoscale: the phylogeny of the neotropical pitvipers of the *Porthidium* group (*Viperidae: Crotalinae*). *Mol. Phylogenet. Evol*. **37**(3):881-898.

Clark AM, Moler PE, Possardt EE, Savitzky AH, Brown WS, Bowen BW (2003). Phylogeography of the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*) based

on mtDNA sequences. *J. Herpetol*. **37**(1):145-154

Cracraft J, Donoghue M, Dragoo J, Hillis D, Yates T. Assembling the Tree of Life. 2006

Creer S, Malhotra A, Thorpe RS (2003). Assessing the phylogenetic utility of four mitochondrial genes and a nuclear intron: separate, conditional and simultaneous analyses in the genus *Trimeresurus sensu stricto*. *Mol. Biol. Evol*. **20**:1240-1251

Creer S, Pook CE, Malhotra A, Thorpe RS (2006). Optimal intron analyses in the *Trimeresurus* radiation of Asian pitvipers. *Syst. Biol*. **55**:57-72

Crother BI, Campbell JA, Hillis DM (1992). Phylogeny and historical biogeography of the palm-pitvipers genus Bothriechis: biochemical and morphological evidence. In: Campbell JA, Brodie Jr ED (Eds.), *Biology of the Pitvipers*. Selva, Tyler, Texas. Pp. 1-19.

Crother BI, Boundy J, Campbell JA, de Queiroz K, Frost D, Green DM, Highton R, Iverson JB, McDiarmid RW, Meylan PA, Reeder TW, Seidel ME, Sites Jr JW, Tilley SG, Wake DB (2003). Scientific and standard English names of amphibians and reptiles of North America North of Mexico: update. *Herp. Rev*. **34**(3):196-203.

David P, Vogel G, Vidal N (2003). On *Trimeresurus fasciatus* (Boulenger, 1896) (*Serpentes: Crotalidae*), with a discussion on its relationships based on molecular and morphological data. *Raffles Bull. Zool*. **51**:149-157

Douglas ME, Douglas MR, Schuett GW, Porras LW, Holycross AT (2002). Phylogeography of the western rattlesnake (*Crotalus viridis*) complex, with emphasis on the Colorado plateau. In: Schuett GW, Höggren M, Douglas ME, Green HW (Eds.), *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, Salt Lake City, UT. Pp. 11-50

Dowling HG, Pinou T (2003). Xenodermatid snakes in America. *Herp. Rev*. **34**(1):20-23

Ducancel F (2005). Endothelin-like peptides. *Cell. Mol. Life Sci*. **62**:2828-2839

Fernandes DS, Franco FL, Fernandes R (2004). Systematic revision of the genus *Lachesis* Daudin, 1803 (*Serpentes, Viperidae*). *Herpetologica* **60**(2):245-260

Forstner MRJ, Davis SK, Arévalo E (1995). Support for the hypothesis of anguimorph ancestry for the suborder *Serpentes* from phylogenetic analysis of mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol*. **4**:93-102

Frost DR, Hillis DM (1990). Species in concept and practice: herpetological applications. *Herpetologica* **46**(1):87-104

Fry BG, Lumsden NG, Wüster W, Wickramaratna JC, Hodgson WC, Kini RM (2003). Isolation of a neurotoxin (α-colubritoxin) from a nonvenomous colubrid: evidence for early origin of venoms in snakes. *J. Mol. Evol.* **57**:446-452

Futuyma DJ (2004). The fruit of the tree of life. In: Cracraft J, Donogue MJ (Eds.), *Assembling the Tree of Life*, Oxford University Press, New York. Pp. 25-39

Garrigues T, Dauga C, Ferquel E, Choumet V, Failloux AB (2005). Molecular phylogeny of *Vipera* Laurenti, 1768 and the related genera *Macrovipera* (Reuss, 1927) and *Daboia* (Gray, 1842), with comments about neurotoxic *Vipera aspis aspis* populations. *Mol. Phylogenet. Evol.* **35**:35-47

Giannasi N, Malhotra A, Thorpe RS (2001a). Nuclear and mtDNA phylogenies of the *Trimeresurus* complex: implications for the gene versus species tree debate. *Mol. Phylogenet. Evol.* **19**(1):57-66

Giannasi NC, Thorpe RS, Malhotra A (2001b). The use of amplified fragment length polymorphism AFLP in determining species trees at fine

taxonomic levels: analysis of a medically important snake, *Trimeresurus albolabris*. *Mol. Ecol* **10**(2):419-426

Gravlund P (2001). Radiation within the advanced snakes (*Caenophidia*) with special emphasis on African opistoglyph colubrids, based on mitochondrial sequence data. *Biol. J. Linn. Soc*. **72**:-99-114

Gutberlet Jr RL (1998). The phylogenetic position of the Mexican black-tailed pitviper (*Squamata: Viperidae: Crotalinae*). *Herpetologica* **54**:184-206

Gutberlet Jr RL, Campbell JA (2001). Generic recognition for a neglected lineage of South American pitvipers (*Squamata: Viperidae: Crotalinae*), with the description of a new species from the Colombian Choco. *Amer. Mus. Novitates* **3316**:1-15

Gutberlet Jr RL, Harvey MB (2002). Phylogenetic relationships of New World pitvipers as inferred from anatomical evidence. In: Schuett GW, Höggren M, Douglas ME, Green HW (Eds.), *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, Salt Lake City, UT. Pp. 51-68

Gutberlet Jr RL, Harvey MB (2004). The evolution of New World venomous snakes. In: Campbell JA, Lamar WW (Eds.), *The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere*. Cornell University Press, Ithaca, New-York. Pp. 634-682

Heatwole H, Busack S, Cogger H (2005). Geographic variation in the sea kraits of the *Laticauda colubrina* complex (*Serpentes: Elapidae: Hydrophiinae: Laticaudini*). *Herpetological Monographs* **19**(1):1-136

Heise PJ, Maxson LR, Dowling HG, Hedges SB (1995). Higher-level snake phylogeny inferred from mitochondrial DNA sequences of 12S rRNA and 16S rRNA genes. *Mol. Biol. Evol.* **12**(2):259-265

Herrmann HW, Joger U (1997). Evolution of viperine snakes. In: Thorpe RS, Wüster W, Malhotra A (Eds.), *Venomous snakes: Ecology, evolution and snakebite.* Symposia of the Zoological Society of London, N° 70, Clarendon Press, Oxford, UK. Pp. 43-61

Herrmann HW, Joger U, Lenk P, Wink M (1999). Morphological and molecular phylogenies of viperines: conflicting evidence? *Kaupia* **8**:21-30

Herrmann HW, Ziegler T, Malhotra A, Thorpe RS, Parkinson CL (2004). Redescription of *Trimeresurus cornutus* (Serpentes: Viperidae) including hemipenial morphology, molecular data and comments on the species' systematic relationships. *Herpetologica* **60**(2):211-221

Highton R, Hedges SB, Hass CA, Dowling HG (2002). Snake relationships revealed by slowly-evolving proteins: further analysis and reply. *Herpetologica* **58**(2):270-275

Ineich I (1995). Etat actuel de nos connaissances sur la classification des serpents venimeux. Cours « Les animaux venimeux et vénéneux », du 13 au 17 mars 2006, Module 1: Venimologie générale – Vertébrés terrestres. *Bull. Soc. Herp. Fr*. **75-76**:7-24

Jackson K (2003). The evolution of venom-delivery systems in snakes. *Zool. J. Linn. Soc*. **137**:337-354

Joger U, Courage K (1999). Are palearctic "rattlesnakes" (*Echis* and *Cerastes*) monophyletic? *Kaupia* **8**:65-81

Kelly CMR, Barker NP, Villet MH (2003). Phylogenetics of advanced snakes (*Caenophidia*) based on four mitochondrial genes. *Syst. Biol.* **52**:439-459

Keogh JS (1998). Molecular phylogeny of elapid snakes and a consideration of their biogeographic history. *Biol. J. Linn. Soc*. **63**:177-203

Keogh SJ, Scott IAW, Fitzgerald M, Shine R (2003). Molecular phylogeny of the Australian venomous snake genus *Hoplocephalus* (*Serpentes, Elapidae*) and conservation genetics of the

threatened *H. stephensii*. *Conservation Genetics* **4**:57-65

Keogh JS, Scott IAW, Hayes (2005). Rapid and repeated origin of insular gigantism and dwarfism in Australian tiger snakes. *Evolution* **59**(1):226-233

Keogh JS, Scott IAW, Scanlon JD (2000). Molecular phylogeny of viviparous Australian elapid snakes: affinities of *Echiopsis atriceps* (Storr, 1980) and *Drysdalia coronata* (Schlegel, 1837), with description of a new genus. *J. Zool., Lond*. **252**:317-326

Keogh JS, Shine R, Donnellan S (1998). Phylogenetic relationships of terrestrial Australo-Papuan elapid snakes (Subfamily *Hydrophiinae*) based on cytochrome b and 16S rRNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol*. **10**:67-81

Knight A, Densmore III LD, Rael ED (1992). Molecular systematics of the *Agkistrodon* complex. In: Campbell JA, Brodie Jr ED (Eds.), *Biology of the Pitvipers*. Selva, Tyler, Texas. Pp. 49-70.

Kraus F, Brown WM (1998). Phylogenetic relationships of colubroid snakes based on mitochondrial DNA sequences. *Zoo. J. Linn. Soc.* **122**:455-487

Kraus F, Mink DG, Brown WM (1996). Crotaline intergeneric relationships based on mitochondrial DNA sequence data. *Copeia* **1996**:763-773

Kuch U, Kizirian D, Truong NQ, Lawson R, Donnelly MA, Mebs D (2005). A new species of krait (*Squamata: Elapidae*) from the Red River System of Northern Vietnam. *Copeia* **2005**(4):818-833

Lamar WW, Sasa M (2003). A new species of hognose pitviper, genus *Porthidium*, from the southwestern Pacific of Costa Rica (*Serpentes: Viperidae*). *Rev. Biol. Trop*. **51**:797-804

Lavin-Murcio PA, Dixon JR (2004). A new species of coral snake (*Serpentes, Elapidae*) from the Sierra de Tamaulipas, Mexico. *Phyllomedusa* **3**(1):3-7

Lawson DP, Noonan BP, Ustach PC (2001). *Atheris subocularis* (*Serpentes: Viperidae*) revisited: molecular and morphological evidence for the resurrection of an enigmatic taxon. *Copeia* **2001**(3):737-744

Lawson R, Slowinski JB, Crother BJ, Burbrink FT (2005). Phylogeny of the *Colubroidea* (*Serpentes*): new evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **37**:581-601

Lee MSY (1998). Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: toward a resolution of squamate phylogeny. *Biol. J. Linn. Soc*. **65**(3):369-453

Lee MSY (2000). Soft anatomy, diffuse homoplasy, and the relationships of lizards and snakes. *Zoologica Scripta* **29**(2):101-130

Lee MSY (2002). “Reptiles”. In: Pagel M, Frank SA, Godfray C, Hall, BK, Hawkes K, Hillis DM, Kodric-Brown A, Lenski RE, Pomiankowski A (Eds.). *Encyclopedia of Evolution*, 2 vol., Oxford University Press. Pp. 1004-1008

Lee MSY (2005). Squamate phylogeny, taxon sampling and data congruence. *Organisms, Diversity & Evolution* **5**(1):25-45

Lee MSY, Reeder TW, Slowinski JB, Lawson R (2004). Resolving reptile relationships: molecular and morphological markers. In: Cracraft J, Donogue MJ (Eds.), *Assembling the Tree of Life*, Oxford University Press, New York. Pp. 451-467

Lee MSY, Scanlon JD (2002). Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and behaviour. *Biological Reviews* **77**:333-401

Lemire M (2006). Anatomie comparée et fonctionnelle de l’appareil de morsure des Serpents. Cours « Les animaux venimeux et vénéneux », du 13 au 17 mars 2006, Module 1: Venimologie générale – Vertébrés terrestres

Lenk P, Herrmann HW, Joger U, Wink M (1999). Phylogeny and systematics of *Bitis* (*Reptilia: Viperidae*) based on molecular evidence. *Kaupia* **8**:31-38

Lenk P, Joger U, Wink M (2001a). Phylogenetic relationships among European ratsnakes of the genus *Elaphe* Fitzinger based on mitochondrial DNA sequence comparisons. *Amphibia-Reptilia* **22**(3):329-339

Lenk P, Kalyabina S, Wink M, Joger U (2001b). Evolutionary relationships among the true vipers (*Reptilia: Viperidae*) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* **19**(1):94-104

Lenk P, Wüster W (1999). A multivariate approach to the systematic of Italian rat snakes of the *Elaphe longissima* complex (*Reptilia, Colubridae*): revalidation of Camerano's *Callopeltis longissimus* var. *lineata*. *Herp. J.* **9**:153-162

Lopez P, Casane D, Philippe H (2002). Phylogénie et évolution moléculaires. *Med. Sci.* **18**:1146-1154

Lopez TJ, Maxson LR (1995). Mitochondrial DNA sequence variation and genetic differentiation among colubrine snakes (*Reptilia: Colubridae: Colubrinae*). *Biochem. Syst. Ecol.* **23**(5):487-505

Macey JR, Verma A (1997). Homology in phylogenetic analysis: alignment of transfer RNA genes and the phylogenetic position of snakes. *Mol. Phyl. Evol*. **7**(2):272-279

Malhotra A, Thorpe RS (1997). New perspectives on the evolution of south-east Asian pitvipers (genus *Trimeresurus*) from molecular studies. In Thorpe RS, Wüster W, Malhotra A (Eds.), *Venomous snakes: Ecology, evolution and snakebite*, Symposia of the Zoological Society of London, N° 70, Clarendon Press, Oxford, UK. Pp. 115-128.

Malhotra A, Thorpe RS (2000). A phylogeny of the *Trimeresurus* group of pit vipers: new evidence from a mitochondrial gene tree. *Mol. Phylogenet. Evol*. **16**(2):199-211 → Erratum in ~ **19**(1):164

Malhotra A, Thorpe RS (2004a). A phylogeny of four mitochondrial gene regions suggests a revised taxonomy for Asian pitvipers (*Trimeresurus* and *Ovophis*). *Mol. Phylogenet. Evol*. **32**:83-100 → Erratum in ~ **34**(3):680-681

Malhotra A, Thorpe RS (2004b). Maximising information in systematic revisions: a combined molecular and morphological analysis of a cryptic green pitviper complex (*Trimeresurus stejnegeri*). *Biol. J. Linn. Soc*. **82**:219-235

Malhotra A, Thorpe RS (2004c). Reassessment of the validity and diagnosis of the pitviper *Trimeresurus venustus* (Vogel, 1991). *Herpetol. J.* **14**:21-33

Marques AOV, Martins M, Sazima I (2002). A new insular species of pitviper from Brazil, with comments on evolutionary biology and conservation of the *Bothrops jararaca* group (*Serpentes, Viperidae*). *Herpetologica* **58**(3):303-312

Mengden GA, Shine R, Moritz C (1986). Phylogenetic relationships within the Australian venomous snakes of the genus *Pseudechis*. *Herpetologica* **42**:215-229

Murphy RW, Fu J, Lathrop, Feltham JV, Kovac (2002). Phylogeny of the rattlesnakes (*Crotalus* and *Sistrurus*) inferred from sequences of five mitochondrial DNA genes. In: Schuett GW, Höggren M, Douglas ME, Greene HW (Eds.), *Biology of the Vipers*, Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah, USA. **Pp. ?????**

Nagy ZT, Joger U, Wink M, Glaw F, Vences M (2003). Multiple colonization of Madagascar and Socotra by culubrid snakes: evidence from nuclear and mitochondrial gene phylogenies. *Proc. Biol. Sci*. **270**(1533):2613-2621

Nagy ZT, Lawson R, Joger U, Wink M (2004). Molecular systematics of racers, whipsnakes and relatives (*Reptilia: Colubridae*) using mitochondrial and nuclear markers. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **42**:223-233

Nagy ZT, Vidal N, Vences M, Branch WR, Pauwels OSG, Wink M, Joger U (2005). Molecular systematics of African *Colubroidea* (*Squamata: Serpentes*). In: Huber BA, Sinclair BJ, Lampe KH (Eds.), *African Biodiversity: Molecules, Organisms, Ecosystems*, Springer Verlag. Pp 221-228.

Nilson G, Tuniyev B, Andren C, Orlov N, Joger U, Herrmann HW (1999). Taxonomic position of the *Vipera xanthina* complex. *Kaupia* **8**:99-102

Orlov N, Helfenger N (1997). New mountain species of *Trimeresurus* (*Serpentes, Viperidae, Crotalinae*) of the "green" pitvipers group from the Himalayas. *Russian J. Herpetol*. **4**:195-197

Page RDM, Charleston MA (1997). From gene to organismal phylogeny: reconciled trees and the gene tree/species tree problem. *Mol. Phylogenet. Evol*. **7**:231-240

Pagel M (2002a). "Evolution". In: Pagel M, Frank SA, Godfray C, Hall, BK, Hawkes K, Hillis DM, Kodric-Brown A, Lenski RE, Pomiankowski A (Eds.), *Encyclopedia of Evolution*, 2 vol., Oxford University Press. Pp. 330-331

Pagel M (2002b). "Phylogenetic inference", methods. In: Pagel M, Frank SA, Godfray C, Hall, BK, Hawkes K, Hillis DM, Kodric-Brown A, Lenski RE, Pomiankowski A (Eds.), *Encyclopedia of Evolution*, 2 vol., Oxford University Press. Pp. 895-904

Pamilo P, Nei M (1988). Relationships between gene trees and species trees. *Mol. Biol. Evol*. **5**:568-583

Parkinson CL (1999). Molecular systematics and biogeographical history of pit vipers as determined by mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Copeia* **1999**:576-586

Parkinson CL, Campbell JA, Chippindale PT (2002). Multigene phylogenetic analyses of pitvipers; with comments on the biogeographical history of the group. In: Schuett GW, Höggren M, Douglas ME, Green HW (Eds.), *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, Salt Lake City, UT. Pp. 93-110.

Parkinson CL, Moody SM, Ahlquist JE (1997). Phylogenetic relationships of the '*Agkistrodon* complex' based on mitochondrial DNA sequence data. In: Thorpe RS, Wüster W, Malhotra A (Eds.), *Venomous snakes: Ecology, evolution and snakebite,* Symposia of the Zoological Society of London, N° 70, Clarendon Press, Oxford, UK. Pp. 63-78

Parkinson CL, Zamudio KR, Greene HW (2000). Phylogeography of the pitviper clade *Agkistrodon*: historical ecology, species status, and conservation of cantils. *Mol. Ecol.* **9**(4):411-420

Passos P, Fernandes DS (2005). Variation and taxonomic status of the aquatic coral snake *Micrurus surinamensis* (Cuvier, 1817) (*Serpentes: Elapidae*). *Zootaxa* **953**:1-14

Pinou T, Vicario S, Marschner M, Caccone A (2004). Relict snakes of North America and their relationships within *Caenophidia*, using likelihood-based Bayesian methods on mitochondrial sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* **32**(2):563-574.

Pook CE, Wüster W, Thorpe RS (2000). Historical biogeography of the western rattlesnake (*Serpentes: Viperidae: Crotalus viridis*), inferred from mitochondrial DNA sequence information. *Mol. Phylogenet. Evol*. **15**:269-282

Puorto G, Salamao MG, Theakston RDG, Thorpe RS, Warrell DA, Wüster W (2001). Combining mitochondrial DNA sequences and morphological data to infer species boundaries:

phylogeography of lenceheaded pitvipers in the Brazilian Atlantic forest, and the status of *Bothrops pradoi* (*Squamata: Serpentes: Viperidae*). *J. Evol. Biol*. **14**:527-538

de Queiroz A, Lawson R, Lemos-Espinal JA (2002). Phylogenetic relationships of North American garter snakes: how much DNA is enough? *Mol. Phylogenet. Evol*. **22**(2):315-329

Rasmussen AR (1997). Systematics of sea snakes: a critical review. In: Thorpe RS, Wüster W, Malhotra A (Eds.), *Venomous snakes: Ecology, evolution and snakebite,* Symposia of the Zoological Society of London, N° 70, Clarendon Press, Oxford, UK. Pp. 15-30

Rodriguez-Robles JA, de Jesús-Escobar JM (1999). Molecular systematics of New World lampropeltinine snakes (*Colubridae*): implications for biogeography and evolution of food habits. *Biol. J. Linn. Soc*. **68**:355-385

Rodriguez-Robles JA, de Jesús-Escobar JM (2000). Molecular systematics of new world gopher, bull, and pinesnakes (*Pituophis*: Colubridae), a transcontinental species complex. *Mol. Phylogenet. Evol*. **14**(1):35-50

Saitou N, Nei M (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol*. **4**:406-425

Salamão MG, Wüster W, Thorpe RS, BBSP (1997). DNA evolution of South American pitvipers of the genus *Bothrops* (*Reptilia: Serpentes: Viperidae*). In: Thorpe RS, Wüster W, Malhotra A (Eds.), *Venomous snakes: Ecology, evolution and snakebite,* Symposia of the Zoological Society of London, N° 70, Clarendon Press, Oxford, UK. Pp. 89-98

Salamão MG, Wüster W, Thorpe RS, BBBSP (1999). MtDNA phylogeny of Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops* (*Squamata: Serpentes: Viperidae*). *Kaupia* **8**:127-134

Sanders KL, Malhotra A, Gumprecht A, Thorpe RS, Kuch U (2004). *Popeia inornata*, a new species of pitviper from West Malaysia (*Squamata: Viperidae: Crotalinae*). *Russian J. Herpetol*. **11**:171-184

Sanders KL, Malhotra A, Thorpe RS (2002). A contribution to the systematics of two commonly confused pitvipers from the Sunda region: *Trimeresurus hageni* and *T. sumatranus*. *Bull. Nat. Hist. Mus., Zoology* **68**(2):107-111

Sanders KL, Malhotra A, Thorpe RS (2006). Combining molecular, morphological and ecological data to infer species boundaries in a cryptic tropical pitviper. *Biol. J. Linn. Soc*. **87**:343-664

Scanlon JD (2003). The Australian elapid genus *Cacophis*: morphology and phylogeny of rainforest crowned snakes. *Herp. J.* **13**:1-20

Scanlon JD, Lee MSY (2004). Phylogeny of Australian venomous snakes (*Colubroidea, Elapidae, Hydrophiinae*) based on phenotypic and molecular evidence. *Zool. Scr*. **33**:335-366

Schätti N, Utiger U (2001). *Hemerophis*, a new genus for *Zamenis socotrae* Günther, and a contribution to the phylogeny of Old World racers, whipsnakes and related genera (*Reptilia: Squamata: Colubrinae*). *Rev. Suisse Zool*. **108**:919-948

da Silva Jr NJ, Sites Jr JW (2001). Phylogeny of the South American triad coral snakes (*Elapidae*: *Micrurus*) based on molecular characters. *Herpetologica* **57**(1):1-22

Skinner A, Donnellan SC, Hutchinson MN, Hutchinson RG (2005). A phylogenetic analysis of *Pseudonaja* (*Hydrophiinae, Elapidae, Serpentes*) based on mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol*. **37**(2):558-571

Slowinski JB (1995). A phylogenetic analysis of the New World coral snakes (*Elapidae*: *Leptomicrurus, Micruroides,* and *Micrurus*) based on allozymic and morphological characters. *J. Herpetol*. **29**(3):325-338

Slowinski JB, Boundy J, Lawson R (2001). The phylogenetic relationships of Asian coral snakes (*Elapidae*: *Calliophis* and *Maticora*) based on morphological and molecular characters. *Herpetologica* **57**:233-245

Slowinski JB, Keogh JS (2000). Phylogenetic relationships of elapid snakes based on cytochrome *b* mtDNA sequences. *Mol. Phyl. Evol*. **15**(1):157-164

Slowinski JB, Knight A, Rooney AP (1997). Inferring species trees from gene trees: a phylogenetic analysis of the *Elapidae* (*Serpentes*) based on the amino acid sequences of venom proteins. *Mol. Phyl. Evol*. **8**(3):349-362

Slowinski JB, Lawson R (2002). Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. *Mol. Phyl. Evol*. **24**(2):194-202

Slowinski JB, Lawson R (2005). Elapid relationship. In: Donnelly MA, Crother BI, Guyer C, Wake MH, White ME (Eds.), *Ecology and evolution in the tropics: Essays in tribute to JM Savage*, University of Chicago Press, Chicago. Pp. 174-189

Slowinski JB, Wüster W (2000). A new species of cobra (*Elapidae: Naja*) from Myanmar (Burma). *Herpetologica* **56**:257-270

Solorzano A, Gomez LD, Monge-Nagera J, Crother BI (1998). Redescription and validation of *Bothriechis supraciliaris* (*Serpentes: Viperidae*). *Rev. Biol. Trop*. **46**:453-462

Taggart TW, Crother BI, White ME (2001). Palm-pitviper (*Bothriechis*) phylogeny, mtDNA, and consilience. *Cladistics* **17**:355-370

Townsend TM, Larson A, Louis E, Macey JR (2004). Molecular phylogenetics of *Squamata*: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. *Syst. Biol*. **53**:735-757

Tu MC, Wang HY, Tsai MP, Toda M, Lee WJ, Zhang FJ, Ota H (2000). Phylogeny, taxonomy and biogeography of the Oriental pitvipers of the genus *Trimeresurus* (*Reptilia: Viperidae: Crotalinae*): a molecular perspective. *Zool. Sci*. **17**:1147-1157

Underwood G (1997). An overview of venomous snake evolution. In: Thorpe RS, Wüster W, Malhotra A (Eds.), *Venomous snakes: Ecology, evolution and snakebite,* Symposia of the Zoological Society of London, N° 70, Clarendon Press, Oxford, UK. Pp. 1-13

Underwood G (1999). Morphological evidence on the affinities of vipers. *Kaupia* **8**:3-8

Ütiger U, Helfenberger N, Schätti B, Schimdt C, Ruf M, Ziswiler V (2002). Molecular systematics and phylogeny of Old and New World ratsnakes, *Elaphe* Auct., and related genera (*Reptilia, Squamata, Colubridae*). *Russian J. Herp*. **9**:105-124

Vidal N (2006). Phylogénie moléculaire: exemple des serpents venimeux. Cours « Les animaux venimeux et vénéneux », du 13 au 17 mars 2006, Module 1: Venimologie générale – Vertébrés terrestres. *Bull. Soc. Herp. Fr*. **75-76**:7-24

Vidal N, David P (2004). New insights into the early history of snakes inferred from two nuclear genes. *Mol. Phylogenet. Evol*. **31**(4):783-787

Vidal N, Hedges SB (2002). Higher-level relationships of caenophidians snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *C. R. Biologies* **325**(9):987-995

Vidal N, Hedges SB (2004). Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. *Proc. R. Soc. Lond.* B (Suppl.)

Vidal N, Hedges SB (2005). The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *C. R. Biologies* **328**(10-11):1000-1008

Vidal N, Kindl SG, Wong A, Hedges SB (2000). Phylogenetic relationships of xenodontine snakes inferred from 12S and 16S ribosomal RNA sequences. *Mol. Phyl. Evol*. **14**(3):389-402

Vidal N, Lecointre G, Vié JC, Gasc JP (1999). What can mitochondrial gene sequences tell us about intergeneric relationships of pitvipers? *Kaupia* **8**:107-112

Vogel G, Davis P, Pauwels OSG (2004). A review of morphological variation in *Trimeresurus popeiorum* (*Serpentes: Viperidae: Crotalinae*), with the description of two new species. *Zootaxa* **727**:1-63

Voris HK, Alfaro ME, Karns DR, Starnes GL, Thompson E, Murphy JC (2002). Phylogenetic relationships of the Oriental-Australian rear-fanged water snakes (*Colubridae: Homalopsinae*) based on mitochondrial DNA sequences. *Copeia* **2002**:906-915

Werman SD (1992). Phylogenetic relationships of Central and South American pitvipers of the genus *Bothrops* (*sensu lato*): cladistic analysis of biochemical and anatomical characters. In: Campbell JA, Brodie Jr ED (Eds.), *Biology of the Pitvipers*. Selva, Tyler, Texas. Pp. 21-40.

Werman SD, Crother BI, White ME (1999). Phylogeny of some Middle American pitvipers based on a cladistic analysis of mitochondrial 12S and 16S DNA sequence information. *Contemporary Herpetology* **1999**(3)

Wilcox TP, Zwickl DJ, Heath TA, Hillis DM (2002). Phylogenetic relationships of the dwarf boas and a comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. *Mol. Phylogenet. Evol*. **25**(2):361-371

Wüster W, Broadley DG (2003). A new species of spitting cobra from northeastern Africa (*Serpentes: Elapidae: Naja*). *J. Zool. London* **259**:345-359

Wüster W, Bush B, Keogh JS, O'Shea M, Shine R (2001a). Taxonomic contributions in the "amateur" literature: comment on recent descriptions of new genera and species by Raymond Hoser. *Litteratura Serpentium* **21**(3):66-91

Wüster W, Duarte MR, Salamao MG (2005a). Morphological correlates of incipient arboreality and ornithophagy in island pitvipers, and the phylogenetic position of *Bothrops insularis*. *J. Zool., Lond*. **266**:1-10

Wüster W, Dumbrell AJ, Hay C, Pook CE, Williams DJ, Fry BG (2005b). Snakes across the Strait: trans-Torresian phylogeographic relationships in three genera of Australasian snakes (*Serpentes: Elapidae: Acantophis, Oxyuranus*, and *Pseudechis*). *Mol. Biol. Evol*. **34**(1):1-14

Wüster W, Ferguson JE, Quijada-Mascarenas A, Pook CE, Salamão MG, Thorpe RS (2005c). Tracing an invasion: landbridges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (*Serpentes: Viperidae: Crotalus durissus*). *Mol. Ecol*. **14**:1095-1108

Wüster W, Golay P, Warrell DA (1997a). Synopsis of recent developments in venomous snake systematics. *Toxicon* **35**:319-340

Wüster W, Salamao MG, Duckett GJ, Thorpe RS, BBSP (1999). Mitochondrial DNA Phylogeny of the *Bothrops atrox* species complex (*Squamata: Serpentes: Viperidae*). *Kaupia* **8**:135-144

Wüster W, Salamao MG, Quijada-Mascarenas JA, Thorpe RS (2002a). Origin and evolution of the South American pitviper fauna: evidence from mitochondrial DNA sequence analysis. In: Schuett GW, Höggren M, Douglas ME, Greene HW (Eds.), *Biology of the Vipers,* Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah. Pp. 111-128.

Wüster W, Salamao MG, Thorpe RS, Puorto G, Furtado MFD, Hoge SA, Theakston RDG, Warell DA (1997b). Systematics of the *Bothrops atrox* complex: new insights from multivariate analysis and mitochondrial DNA sequence information. In: Thorpe RS, Wüster W, Malhotra A (Eds.), *Venomous snakes:*

Ecology, evolution and snakebite, Symposia of the Zoological Society of London, N° 70, Clarendon Press, Oxford, UK. Pp. 99-113,

Wüster W, Thorpe RS, Salamao MG, Thomas L, Theakston RDG, Warrell DA (2002b). Origin and phylogenetic position of the Lesser Antillean species of *Bothrops* (*Serpentes, Viperidae*): biogeographical and medical implications. *Bull. Nat. Hist. Mus. Lond. (Zool.)* **68**(2):101-106

Yates TL, Salazar-Bravo J, Dragoo JW (2004). The importance of the tree of life to society. In: Cracraft J, Donogue MJ (Eds.), *Assembling the Tree of Life*, Oxford University Press, New York. Pp. 7-17

Zaher H (1999). Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes, with a proposal for a monophyletic *Xenodontinae* and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist*. **240**:1-168

Zamudio KR, Greene HW (1997). Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for neotropical biogeography, systematics and conservation. *Biol. J. Linn. Soc*. **62**(3):421-442

Zuffi M (2002). A critique of the systematic position of the aspic viper subspecies *Vipera aspis aspis* (Linné, 1758), *Vipera aspis atra* Meisner, 1820, *Vipera aspis francisciredi* Laurenti, 1768, *Vipera aspis hugyi*, Shinz 1833 and *Vipera aspis zinnikeri* Kramer, 1958. *Amphibia-Reptilia* **23**(2):191-213

*　*
*

[A] **Grand Larousse Universel**, Edition 1997, par Larousse Bordas.

[B] **Tree Of Life Project**, Maddison DR, Schulz KS (Eds.), 1996
http://tolweb.org/tree/phylogeny.html

[C] **Infoscience**, Galerie de biographies 1997
http://www.infoscience.fr/histoire/biograph/biograph_som.html

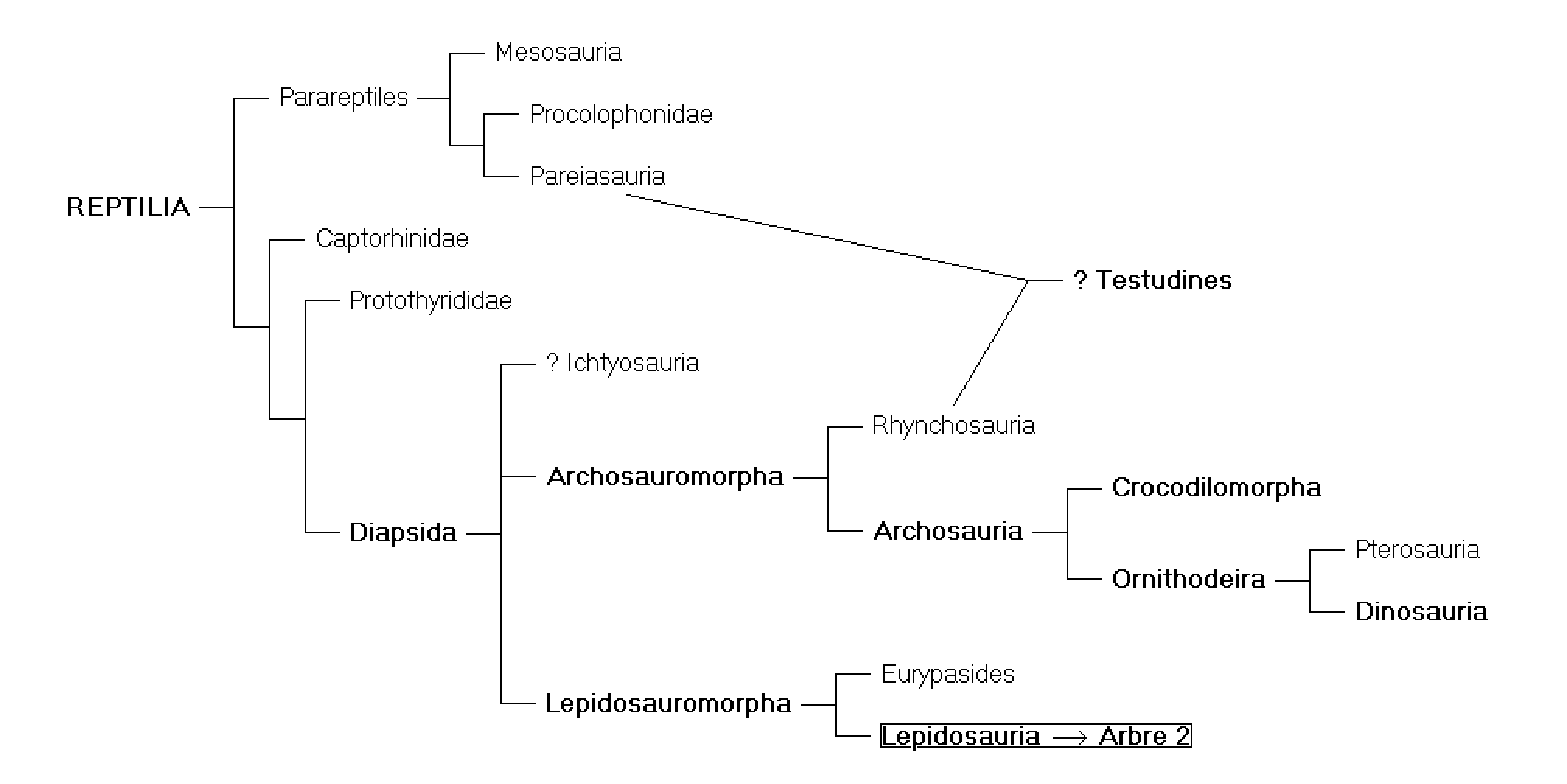
[D] **EMBL Reptile Database**, Uetz P, 1995
http://www.reptile-database.org/

[E] **NCBI**, **Entrez Taxonomy**
http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=Taxonomy

[F] **ICZN, International Code of Zoological Nomenclature**, Commission Internationale de Nomenclature Zoologique, 1999
http://www.iczn.org/iczn/index.jsp

<u>Annexes</u> : arbres phylogénétiques situant et détaillant le sous-ordre des *Serpentes.*

Arbre 1. Relations supérieures au sein des *Reptilia*.
Arbre 2. Relations supérieures au sein des *Lepidosauria*.
Arbre 3. Relations supérieures au sein des *Serpentes*.
Arbre 4. Relations supérieures au sein des *Caenophidia*.
Arbre 5. Relations supérieures au sein des *Crotalinae*.
Arbre 6. Relations au sein du complexe *Trimeresurus*.
Arbre 7. Relations au sein de la tribu des *Crotalini*.
Arbre 8. Relations au sein du complexe *Porthidium*.
Arbre 9. Relations au sein du complexe *Bothrops*.
Arbre 10. Relations au sein des *Viperinae*.
Arbre 11. Relations au sein des vipères eurasiennes.
Arbre 12. Relations au sein de la famille des *Homalopsidae*.
Arbre 13. Relations au sein de la sous-famille des *Elapinae*.
Arbre 14. Relations au sein des hydrophiinés.
Arbre 15. Relations au sein des hydrophiinés vivipares.
Arbre 16. Relations au sein des serpents corail américains.
Arbre 17. Relations au sein de la sous-famille des *Atractaspidinae*.
Arbre 18. Relations au sein de la sous-famille des *Pseudoxyrhophiinae*.
Arbre 19. Relations au sein des « *racers* » du Nouveau Monde
Arbre 20. Relations au sein des « *ratsnakes* ».
Arbre 21. Relations au sein de le tribu des *Thamnophini*.
Arbre 22. Relations au sein des *Xenodontinae sensu lato*.
Arbre 23. Relations au sein des *Xenodontinae sensu lato* d'Amérique du Sud.



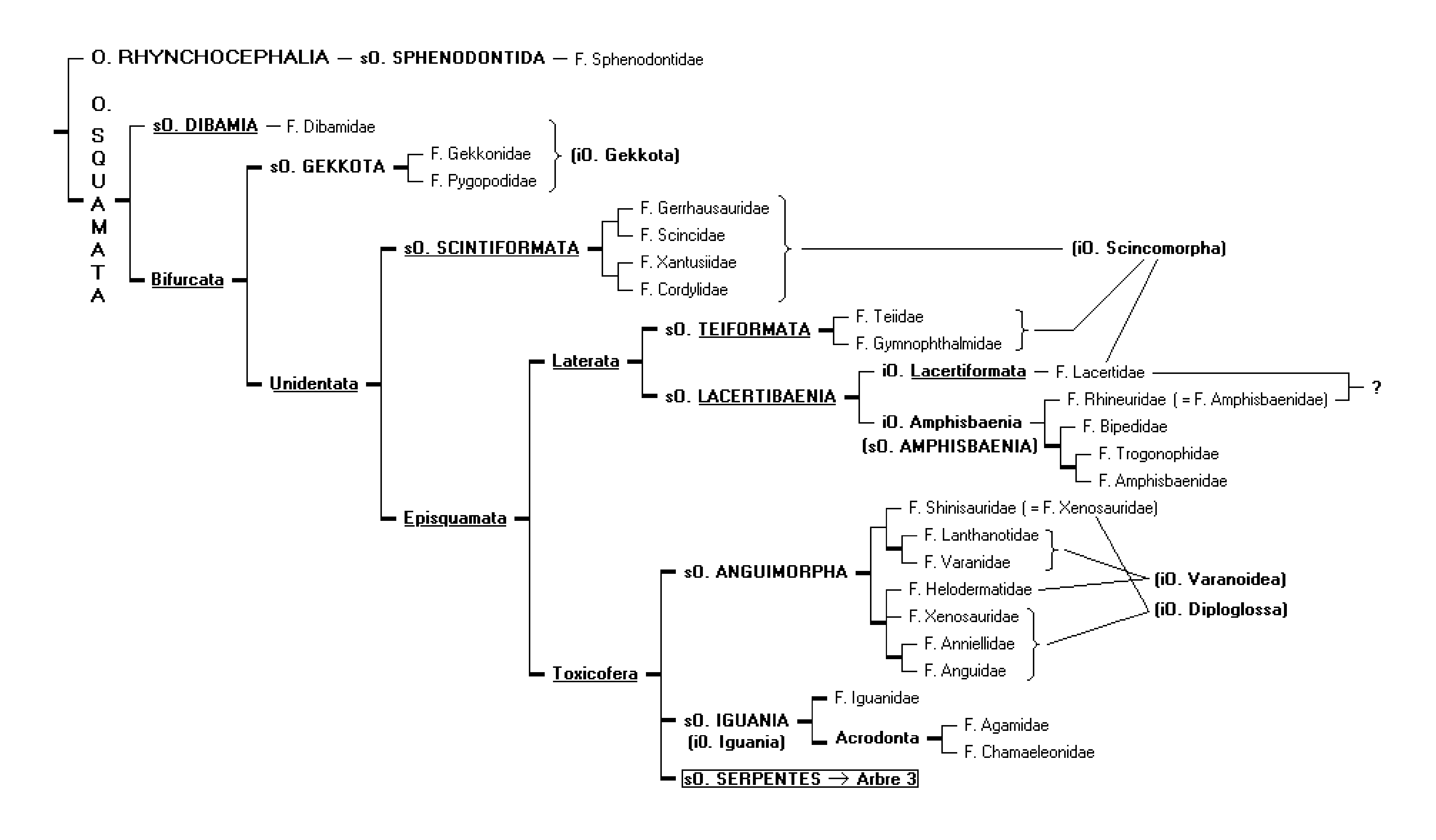
REPTILIA
Parareptiles
Mesosauria
Procolophonidae
Pareiasauria
Captorhinidae
Protothyrididae
? Testudines
? Ichtyosauria
Rhynchosauria
Archosauromorpha
Crocodilomorpha
Diapsida
Archosauria
Pterosauria
Ornithodeira
Dinosauria
Eurypasides
Lepidosauromorpha
Lepidosauria → Arbre 2

Arbre 1. Relations supérieures au sein des *Reptilia*.

Cet arbre situe entre eux les principaux groupes de reptiles ayant des représentants actuels (en gras) et les groupes éteints (caractères standards). Cette phylogénie tient compte de la nouvelle définition des reptiles, excluant les anciens « reptiles mammaliens » maintenant inclus aux *Mammalia* (non représentés), et incluant les oiseaux (*Aves*), lesquels font partie du groupe des *Dinosauria*, raison pour laquelle il est identifié en caractères gras.

Les reptiles considérés comme supérieurs font partie du groupe des *Synapsida*, caractérisés par la présence de deux larges fenestrations en région temporale. La sous-classe des *Lepidosauria*, dans ce groupe, correspond à un groupe dérivé de reptiles. A noter que la position des tortues (*Testudines*) est encore douteuse.

Arbre établi à partir de Lee *et al*. (2004) et le projet « Tree of Life » ([H]). Se référer aux parties I-1-3 et II-1 pour des explications plus détaillées sur ces relations ; voir également les figures 3 et 4.


O. RHYNCHOCEPHALIA — sO. SPHENODONTIDA — F. Sphenodontidae
O. SQUAMATA
sO. DIBAMIA — F. Dibamidae
Bifurcata
sO. GEKKOTA
F. Gekkonidae
F. Pygopodidae
(iO. Gekkota)
Unidentata
sO. SCINTIFORMATA
F. Gerrhausauridae
F. Scincidae
F. Xantusiidae
F. Cordylidae
(iO. Scincomorpha)
Episquamata
Laterata
sO. TEIFORMATA
F. Teiidae
F. Gymnophthalmidae
sO. LACERTIBAENIA
iO. Lacertiformata — F. Lacertidae
?
iO. Amphisbaenia
(sO. AMPHISBAENIA)
F. Rhineuridae (= F. Amphisbaenidae)
F. Bipedidae
F. Trogonophidae
F. Amphisbaenidae
Toxicofera
sO. ANGUIMORPHA
F. Shinisauridae (= F. Xenosauridae)
F. Lanthanotidae
F. Varanidae
F. Helodermatidae
F. Xenosauridae
F. Anniellidae
F. Anguidae
(iO. Varanoidea)
(iO. Diploglossa)
sO. IGUANIA
(iO. Iguania)
F. Iguanidae
Acrodonta
F. Agamidae
F. Chamaeleonidae
sO. SERPENTES → Arbre 3

Arbre 2. Relations supérieures au sein des *Lepidosauria*.

Cet arbre présente les relations supposées entre les familles de *Lepidosauria* telles que récemment supportées par les études moléculaires. Les classes bien supportées sont identifiées par des traits épais ; les changements par rapport à la classification admise par l'EMBL Reptile Database ([D]) sont indiqués entre parenthèses ; et les nouveaux noms de taxons sont soulignés.

La distinction entre rhynchocéphales et squamates est maintenant indubitable, autant supportée par les études morphologiques que par les nouvelles données moléculaires.

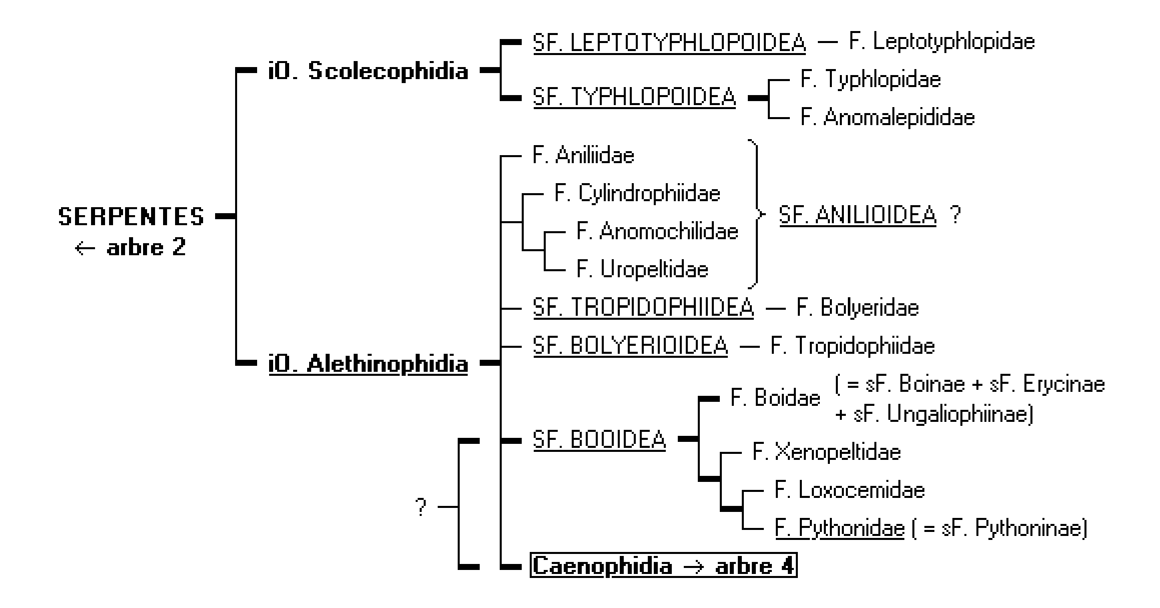
Les ***Dibamia*** (nouveau nom) correspondent à la distinction de la famille des *Dibamidae* (exclue des « *Gekkota* » *sensu* EMBL Reptile Database, [D]) de tous les autres squamates regroupés sous le terme de ***Bifurcata*** (nouveau nom). Les familles des *Gekkonidae* et des *Pygopodidae*, forment donc seules la classe redéfinie des ***Gekkota***. Celle-ci se détache de tous les autres *Bifurcata*, qui forment ensemble la classe des ***Unidentata*** (nouveau nom).

L'infra-ordre des « *Scincomorpha* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) a été morcelé en trois groupes : le premier correspond aux scinques, soient quatre familles définissant la classe des ***Scintiformata*** (nouveau nom) ; le deuxième regroupe les *Teiidae* et les *Gymnophthalmidae* dans la classe des ***Teiformata*** (nouveau nom) : la dernière famille, celle des *Lacertidae*, forme seule la classe des ***Lacertiformata*** (nouveau nom), laquelle se regroupe avec les *Amphisbaenia* pour former la classe des ***Lacertibaenia*** (nouveau nom). Les *Scintiformata* se détachent des autres *Unidentata*, collectivement appelés ***Episquamata*** (nouveau nom) ; les *Lacertibaenia* et les *Teiformata* constituent la classe des ***Laterata***, sœur des squamates restants définissant la classe des ***Toxicofera***.

Dans cette classe des *Toxicofera*, trois ensembles occupent une position non-résolues : le groupe des *Anguimorpha*, somme des deux sous-ordres des « *Varanoidea* » et des « *Diploglossa* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) qui selon toute probabilité sont polyphylétiques ; les deux autres classes sont celles des *Serpentes* et des *Iguania*, non concernées par ces révisions taxonomiques (même si la classe des *Iguania* est passée de la place de groupe basal des squamates à celle de groupe dérivé et très spécialisé).

Précisons que les amphisbènes sont peut-être polyphylétiques par la position des *Rhineuridae*.

Les abréviations O., sO., iO et F. désignent respectivement des ordres, des sous-ordres, des infra-ordres et des familles. Les révisions taxonomiques sont celles proposées par Vidal et Hedges (2005). Les rangs taxonomiques sont une proposition possible (justifiée dans la partie II-2-3-4). Se référer à la partie II-2 pour plus de détails et pour la bibliographie correspondante.


SERPENTES
← arbre 2
iO. Scolecophidia
SF. LEPTOTYPHLOPOIDEA — F. Leptotyphlopidae
SF. TYPHLOPOIDEA
F. Typhlopidae
F. Anomalepididae
F. Aniliidae
F. Cylindrophiidae
F. Anomochilidae
F. Uropeltidae
SF. ANILIOIDEA ?
SF. TROPIDOPHIIDEA — F. Bolyeridae
SF. BOLYERIOIDEA — F. Tropidophiidae
iO. Alethinophidia
F. Boidae
(= sF. Boinae + sF. Erycinae
+ sF. Ungaliophiinae)
SF. BOOIDEA
F. Xenopeltidae
F. Loxocemidae
F. Pythonidae (= sF. Pythoninae)
?
Caenophidia → arbre 4

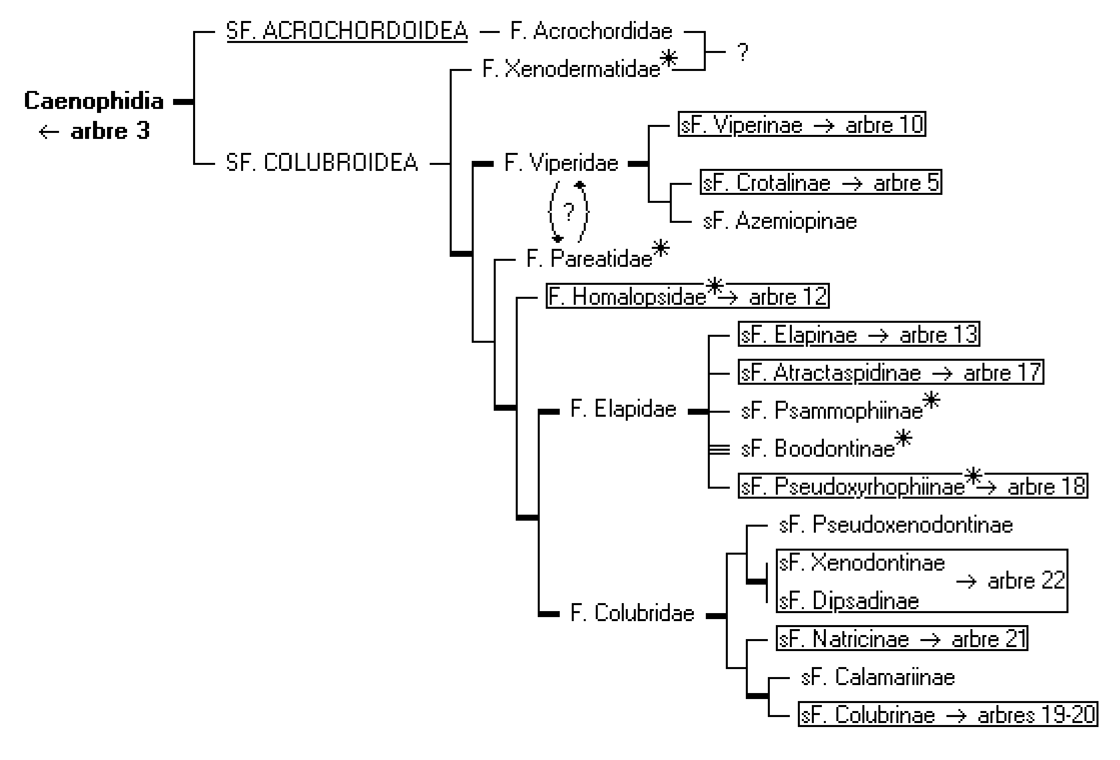
Arbre 3. Relations supérieures au sein des *Serpentes*.

Cet arbre présente les relations supposées entre les familles de serpents non-*Caenophidia*, c'est-à-dire les familles de *Scolecophidia* et d'« *Henophidia* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]). Les classes bien supportées sont identifiées par des traits épais. Les taxons soulignés correspondent à ceux non-reconnus par l'EMBL Reptile Database ([D]) ou dont le rang taxonomique a changé. Les abréviations iO., SF., F. et sF. désignent respectivement des infra-ordres, des superfamilles, des familles et des sous-familles. Aucune des superfamilles énoncées ci-dessous n'est reconnue par l'EMBL Reptile Database ([D]).

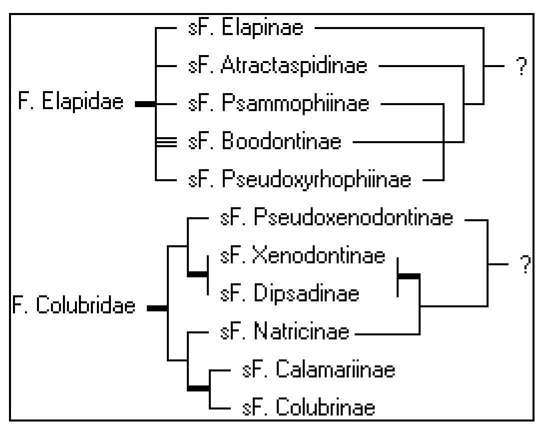
L'infra-ordre des ***Scolecophidia*** est largement reconnu, formé des deux superfamilles des ***Leptotyphlopoidea*** et des ***Typhlopoidea***. Tous les autres serpents forment le second infra-ordre du groupe – les ***Alethinophidia*** – le terme d'« *Henophidia* » ayant été abandonné en tant que taxon valide.

Ces *Alethinophidia* sont composés d'une polytomie non-résolue, la polyphylie des « *Henophidia* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) étant toutefois toujours supportée. Les superfamilles des ***Tropidophiidea***, des ***Bolyerioidea*** et des ***Booidea*** sont bien reconnues. Dans cette dernière, les pythons ont été élevés au rang de famille ; la reconnaissance des sous-familles de *Boidae* est douteuse. La monophylie de la superfamille des *Anilioidea* est toutefois moins supportée.

Se reporter à la partie II-3 pour plus de détails sur cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante. Les superfamilles reportées dans cet arbre sont celles validées par Ineich (1995).



Caenophidia
← arbre 3
SF. ACROCHORDOIDEA
F. Acrochordidae
?
F. Xenodermatidae*
SF. COLUBROIDEA
F. Viperidae
sF. Viperinae → arbre 10
sF. Crotalinae → arbre 5
sF. Azemiopinae
?
F. Pareatidae*
F. Homalopsidae* → arbre 12
F. Elapidae
sF. Elapinae → arbre 13
sF. Atractaspidinae → arbre 17
sF. Psammophiinae*
sF. Boodontinae*
sF. Pseudoxyrhophiinae* → arbre 18
F. Colubridae
sF. Pseudoxenodontinae
sF. Xenodontinae
sF. Dipsadinae
→ arbre 22
sF. Natricinae → arbre 21
sF. Calamariinae
sF. Colubrinae → arbres 19-20



F. Elapidae
sF. Elapinae
sF. Atractaspidinae
sF. Psammophiinae
sF. Boodontinae
sF. Pseudoxyrhophiinae
?
F. Colubridae
sF. Pseudoxenodontinae
sF. Xenodontinae
sF. Dipsadinae
sF. Natricinae
sF. Calamariinae
sF. Colubrinae
?

Arbre 4. Relations supérieures au sein des *Caenophidia*.

Cet arbre présente les relations supposées entre toutes les familles de *Caenophidia* reconnues à l'issu de cette thèse. Les classes bien supportées sont identifiées par des traits épais ; les sous-familles anciennement attribuées à la vaste famille des « *Colubridae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) et exclues de cette famille sont identifiées par une astérisque. Par ailleurs, la superfamille des *Acrochordoidea*, soulignée, n'est pas reconnue par l'EMBL Reptile Database ([D]). Les abréviations SF., F et sF. désignent respectivement des superfamilles, des familles et des sous-familles (notez que la classe des *Caenophidia* n'a pas de rang taxonomique déterminé).

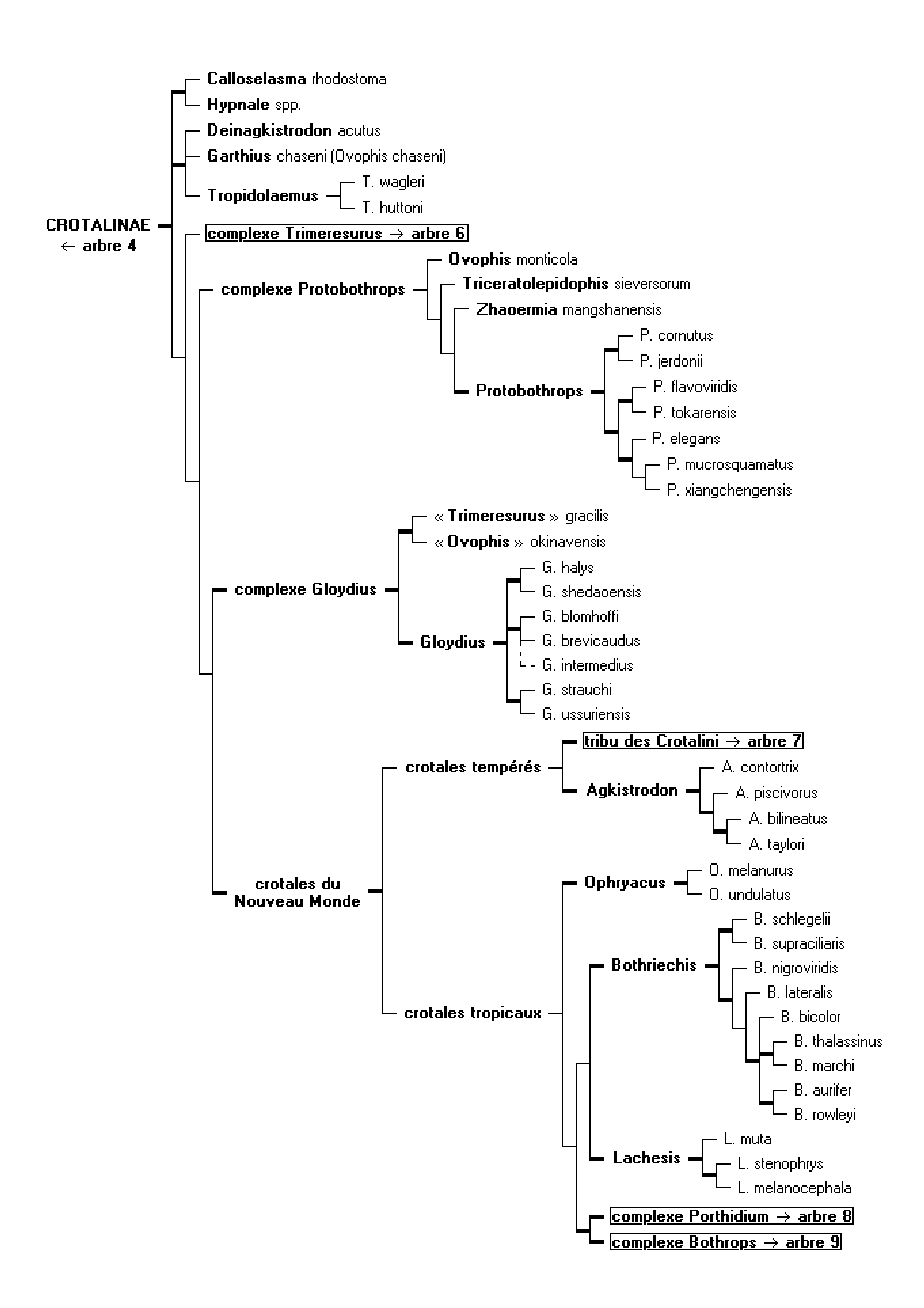
Trois familles anciennement attribuées à la famille des « *Colubridae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]) ont été élevées au rang de famille : les ***Xenodermatidae***, qui pourraient être inclus en réalité à la superfamille des *Acrochordoidea* ; les ***Pareatidae***, dont la position relative par rapport aux ***Viperidae*** est encore incertaine ; et les ***Homalopsidae***, qui occupent assez nettement une position dérivée.

Trois autres familles ont été incluses dans une autre famille, celle des ***Elapidae***, la famille des « *Elapidae* » (comme d'ailleurs celle des « *Atractaspididae* », *sensu* EMBL Reptile Database, [D]) ayant été rétrogradée au rang de sous-famille. Les relations entre les cinq sous-familles correspondantes aux *Elapidae* ne sont pas résolues ; les relations au sein des *Boodontinae* sont encore à déterminer, la monophylie de ce groupe étant peu probable.

La famille des ***Colubridae*** ne compte donc plus que six sous-familles. Les relations entre ces groupes sont assez bien résolues. La définition des *Xenodontinae* et des *Dipsadinae* reste encore à faire. Seule la tribu des *Thamnophini* dans la sous-famille des *Natricinae* (arbre 21), et les « *racers* » du Nouveau Monde (arbre 19) et les « *ratsnakes* » (arbre 20) dans la sous-famille des *Colubrinae* ont pu être détaillées dans ces deux sous-familles.

L'encart en bas présente des relations possibles identifiées par différentes études. Ces relations sont toutefois très mal supportées, et ne constituent en aucun cas des certitudes phylogénétiques.

Se reporter à la partie III-1 pour plus de détail sur cette phylogénie et pour la bibliographie correspondante. Les changements taxonomiques appliqués dans cet arbre sont ceux proposés par Lawson *et al*. (2005).



CROTALINAE
← arbre 4
Calloselasma rhodostoma
Hypnale spp.
Deinagkistrodon acutus
Garthius chaseni (Ovophis chaseni)
Tropidolaemus
T. wagleri
T. huttoni
complexe Trimeresurus → arbre 6
complexe Protobothrops
Ovophis monticola
Triceratolepidophis sieversorum
Zhaoermia mangshanensis
Protobothrops
P. cornutus
P. jerdonii
P. flavoviridis
P. tokarensis
P. elegans
P. mucrosquamatus
P. xiangchengensis
complexe Gloydius
« Trimeresurus » gracilis
« Ovophis » okinavensis
Gloydius
G. halys
G. shedaoensis
G. blomhoffi
G. brevicaudus
G. intermedius
G. strauchi
G. ussuriensis
crotales du Nouveau Monde
crotales tempérés
tribu des Crotalini → arbre 7
Agkistrodon
A. contortrix
A. piscivorus
A. bilineatus
A. taylori
crotales tropicaux
Ophryacus
O. melanurus
O. undulatus
Bothriechis
B. schlegelii
B. supraciliaris
B. nigroviridis
B. lateralis
B. bicolor
B. thalassinus
B. marchi
B. aurifer
B. rowleyi
Lachesis
L. muta
L. stenophrys
L. melanocephala
complexe Porthidium → arbre 8
complexe Bothrops → arbre 9

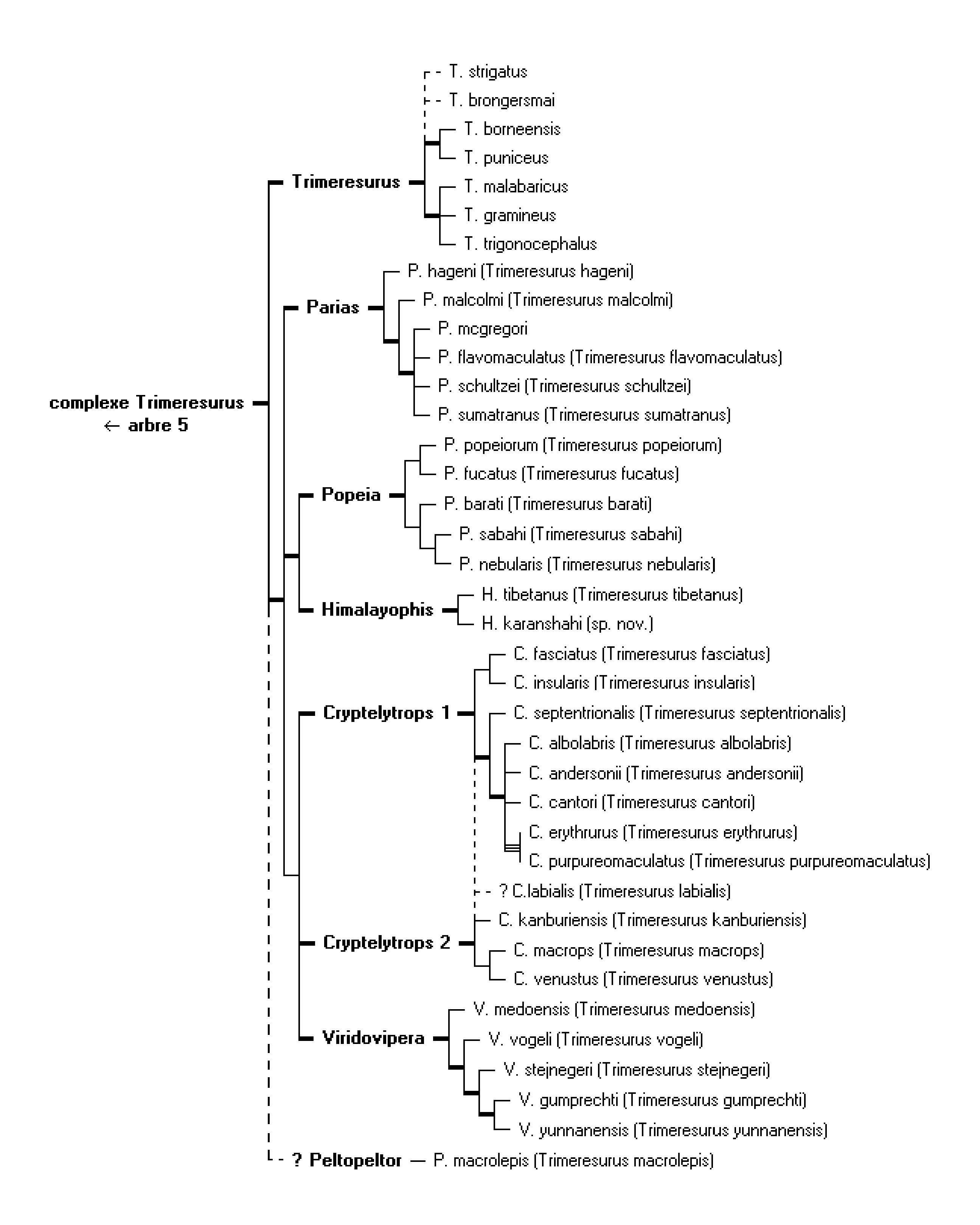
Arbre 5. Relations supérieures au sein des *Crotalinae*.

Cet arbre présente les relations supposées entre tous les crotales étudiés, les complexes ***Trimeresurus***, ***Porthidium*** et ***Bothrops*** et la tribu des ***Crotalini*** étant détaillés dans les arbres suivants. Les classes bien supportées sont identifiées par des traits épais.

Le seul changement taxonomique par rapport à l'EMBL Reptile Database ([D]) est la création du genre monotypique *Garthius* pour l'espèce *« Ovophis » chaseni*. Par ailleurs, les espèces *« Trimeresurus » gracilis* et *« Ovophis » okinavensis* sont évidemment mal placées, dans une relation avec le genre *Gloydius* maintenant bien reconnue, mais aucune proposition taxonomique n'a été faite (l'espèce type du genre *Ovophis* est *O. monticola* ; la quatrième espèce du genre, *O. tonkinensis*, n'a jamais été incorporée dans une étude moléculaire).

La position successive des taxons tropicaux est encore incertaine (celle reportée dans cet arbre est seulement une de celles possibles). En revanche, la monophylie des crotales américains est bien supportée, avec un support modéré pour la distinction basale entre les serpents tropicaux et les serpents dits tempérés. La position du genre *Lachesis* n'est pas fixée, variablement frère des genres *Bothriechis* et *Ophryacus* dans les études moléculaires ; dans cet arbre, le genre a été placé comme frère du genre *Bothriechis*. La lignée bothropoïde *sensu* stricto (complexes *Porthidium* et *Bothrops*) est parfaitement soutenue.

Se référer aux parties III-2-2-1-1 et III-2-2-1-4-1 pour plus de détails sur la phylogénie proposée par cet arbre et pour la bibliographie correspondante.



T. strigatus
T. brongersmai
T. borneensis
T. puniceus
Trimeresurus
T. malabaricus
T. gramineus
T. trigonocephalus
P. hageni (Trimeresurus hageni)
Parias
P. malcolmi (Trimeresurus malcolmi)
P. mcgregori
P. flavomaculatus (Trimeresurus flavomaculatus)
P. schultzei (Trimeresurus schultzei)
complexe Trimeresurus
← arbre 5
P. sumatranus (Trimeresurus sumatranus)
P. popeiorum (Trimeresurus popeiorum)
P. fucatus (Trimeresurus fucatus)
Popeia
P. barati (Trimeresurus barati)
P. sabahi (Trimeresurus sabahi)
P. nebularis (Trimeresurus nebularis)
H. tibetanus (Trimeresurus tibetanus)
Himalayophis
H. karanshahi (sp. nov.)
C. fasciatus (Trimeresurus fasciatus)
C. insularis (Trimeresurus insularis)
Cryptelytrops 1
C. septentrionalis (Trimeresurus septentrionalis)
C. albolabris (Trimeresurus albolabris)
C. andersonii (Trimeresurus andersonii)
C. cantori (Trimeresurus cantori)
C. erythrurus (Trimeresurus erythrurus)
C. purpureomaculatus (Trimeresurus purpureomaculatus)
? C.labialis (Trimeresurus labialis)
C. kanburiensis (Trimeresurus kanburiensis)
Cryptelytrops 2
C. macrops (Trimeresurus macrops)
C. venustus (Trimeresurus venustus)
V. medoensis (Trimeresurus medoensis)
Viridovipera
V. vogeli (Trimeresurus vogeli)
V. stejnegeri (Trimeresurus stejnegeri)
V. gumprechti (Trimeresurus gumprechti)
V. yunnanensis (Trimeresurus yunnanensis)
? Peltopeltor — P. macrolepis (Trimeresurus macrolepis)

Arbre 6. Relations au sein du complexe *Trimeresurus*.

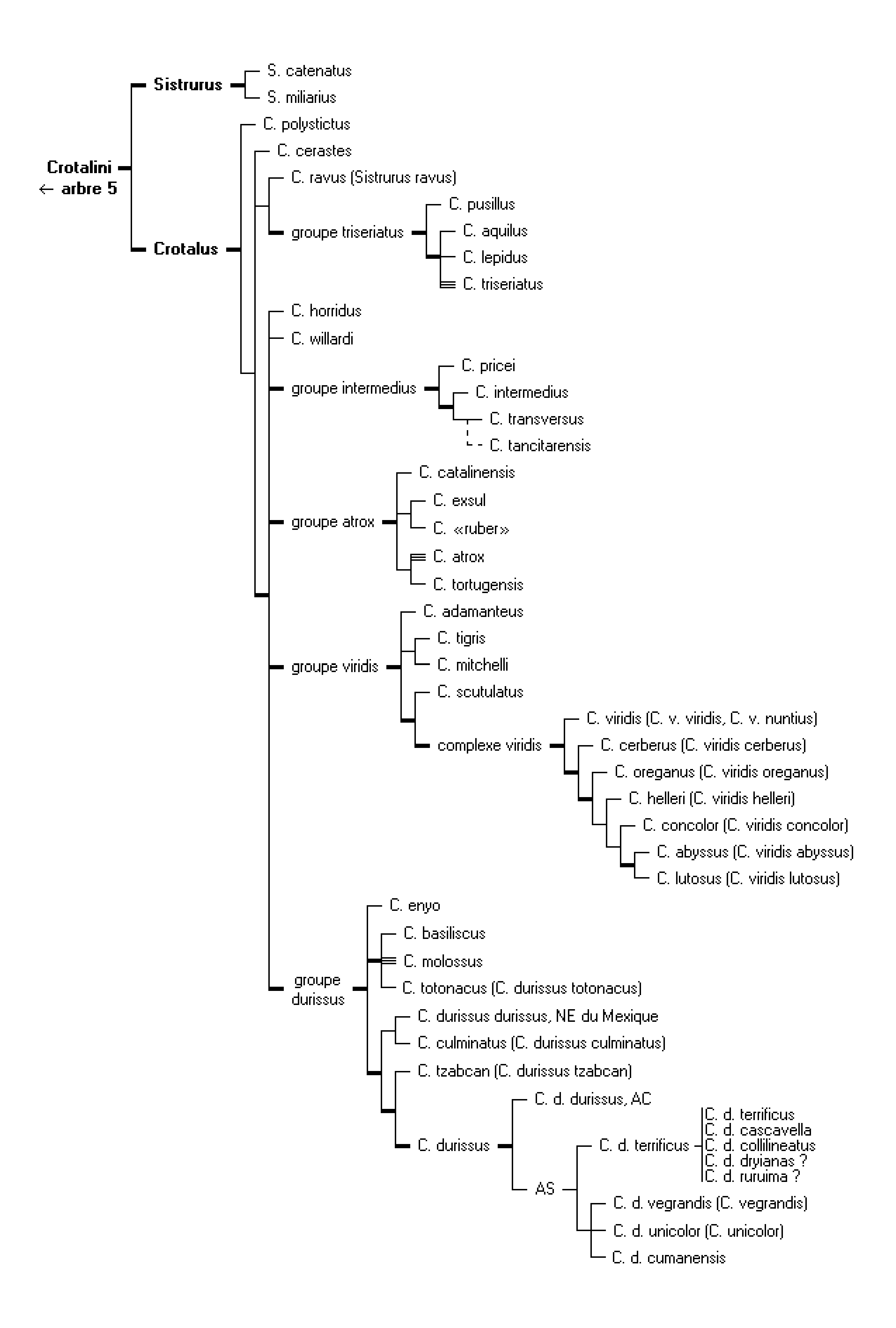
Le genre *Trimeresurus* est un de ceux qui a subi le plus de révisions par rapport à la classification adoptée par l'EMBL Reptile Database ([D]), séparé en 7 genres dont les relations supposées sont représentées dans cet arbre. Les classes bien supportées sont identifiées par des traits épais.

Le groupe le plus basal de ce complexe contient l'espèce type du genre *Trimeresurus sensu* EMBL Reptile Database ([B]), *T. gramineus*, raison pour laquelle ce groupe conserve le nom de genre ***Trimeresurus***. Les espèces indiennes sont nettement détachées des autres. Les espèces *strigatus* et *brongersmai* ont été rapprochées de ce genre sur la base des hémipénis, mais leur position phylogénétique est inconnue.

Le genre ***Popeia***, initialement formé à partir de *« Trimeresurus » popeiorum*, a été récemment scindé en plusieurs espèces. Leur validité est toutefois discutée. Ce genre accepte comme frère le genre ***Himalayophis***, aux hémipénis uniques ; l'espèce *karanshahi* a été tout récemment décrite et est sûrement reliée à *H. tibetanus*. Ces deux genres semblent présenter des affinités avec le genre ***Parias***.

La monophylie du genre ***Cryptelytrops*** est mal supportée, deux groupes se détachant nettement. Les relations entre ces deux groupes – notés *Cryptelytrops* 1 et 2 dans l'arbre – et le genre ***Viridovipera*** ne sont pas résolues. L'espèce *labialis* a été rapprochée de ce genre *Cryptelytrops* (morphologie des hémipénis) mais rien n'est précisé quant au groupe auquel elle appartient. Enfin, la position phylogénétique du genre monotypique ***Peltopeltor*** n'a pas été discutée.

Se référer à la partie III-2-2-1-2 pour plus de détails sur l'établissement de cette phylogénie et les critères morphologiques correspondant, ainsi que sur la bibliographie associée. Ces révisions taxonomiques sont celles proposées par Malhotra et Thorpe (2004a).



Crotalini
← arbre 5
Sistrurus
S. catenatus
S. miliarius
Crotalus
C. polystictus
C. cerastes
C. ravus (Sistrurus ravus)
groupe triseriatus
C. pusillus
C. aquilus
C. lepidus
C. triseriatus
C. horridus
C. willardi
groupe intermedius
C. pricei
C. intermedius
C. transversus
C. tancitarensis
groupe atrox
C. catalinensis
C. exsul
C. «ruber»
C. atrox
C. tortugensis
groupe viridis
C. adamanteus
C. tigris
C. mitchelli
C. scutulatus
complexe viridis
C. viridis (C. v. viridis, C. v. nuntius)
C. cerberus (C. viridis cerberus)
C. oreganus (C. viridis oreganus)
C. helleri (C. viridis helleri)
C. concolor (C. viridis concolor)
C. abyssus (C. viridis abyssus)
C. lutosus (C. viridis lutosus)
groupe durissus
C. enyo
C. basiliscus
C. molossus
C. totonacus (C. durissus totonacus)
C. durissus durissus, NE du Mexique
C. culminatus (C. durissus culminatus)
C. tzabcan (C. durissus tzabcan)
C. durissus
C. d. durissus, AC
AS
C. d. terrificus
C. d. terrificus
C. d. cascavella
C. d. collilineatus
C. d. dryianas ?
C. d. ruruima ?
C. d. vegrandis (C. vegrandis)
C. d. unicolor (C. unicolor)
C. d. cumanensis

Arbre 7. Relations au sein de la tribu des *Crotalini*.

Les *Crotalini* sont la seule des trois tribus reconnues par Ineich (1995) qui soit monophylétique. Les deux genres *Sistrurus* et *Crotalus* sont bien identifiés, mais « *Sistrurus* » *ravus* est incluse au second genre (*Crotalus ravus*).

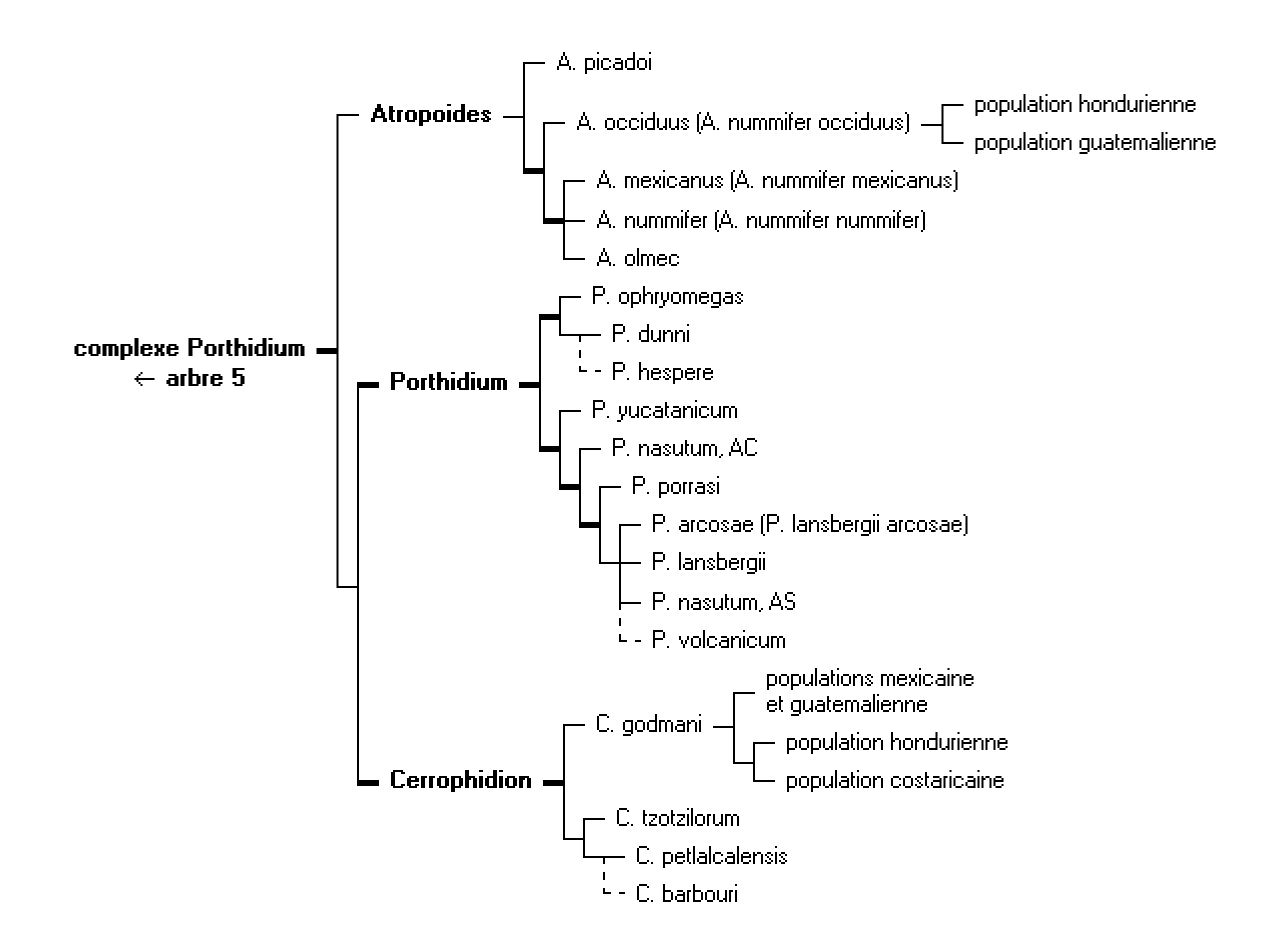
Dans ce dernier genre, plusieurs ensembles sont bien définis : groupe ***triseriatus***, groupe ***intermedius***, groupe ***atrox***, groupe ***viridis***, groupe ***durissus***. Les relations entre ces groupes ne sont toutefois que mal résolues (le groupe *triseriatus* occupe une position basale).

Le complexe *C. viridis* a récemment été scindé en sept espèces, correspondant à autant d'anciennes sous-espèces ; la sous-espèce *C. v. nuntius* a été « synonymée » à la sous-espèce nominale, et les relations de *C. v. caliginis* vis à vis de *C. helleri* sont encore incertaines.

Plusieurs espèces se révèlent polyphylétiques, notamment *C. triseriatus, C. atrox, C. molossus* et *C. durissus*. Cette dernière est séparée en un certain nombre de sous-familles, qui ont là aussi donné naissance à diverses espèces : *C. totonacus, C. culminatus, C. tzabcan, C. vegrandis, C. unicolor*. Le statut des trois premières est validé en tant qu'espèces, mais les deux dernières sont incluses au sein des populations d'Amérique du Sud (AS) de *C. durissus* et sont donc considérées comme des sous-espèces. Les populations de cette espèce situées au sud de l'Amazone ont été « synonymées » à la sous-espèce *C. d. terrificus*. Enfin, la sous-espèce nominale est sûrement diphylétique, les populations d'Amérique Centrale (AC) étant nettement séparées de celles du nord-est (NE) du Mexique.

L'espèce *C. tancitarensis* a été rapprochée de *C. transversus*, mais sa position est purement hypothétique.

Se référer à la partie III-2-2-1-3 pour plus de détails sur l'établissement de cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.



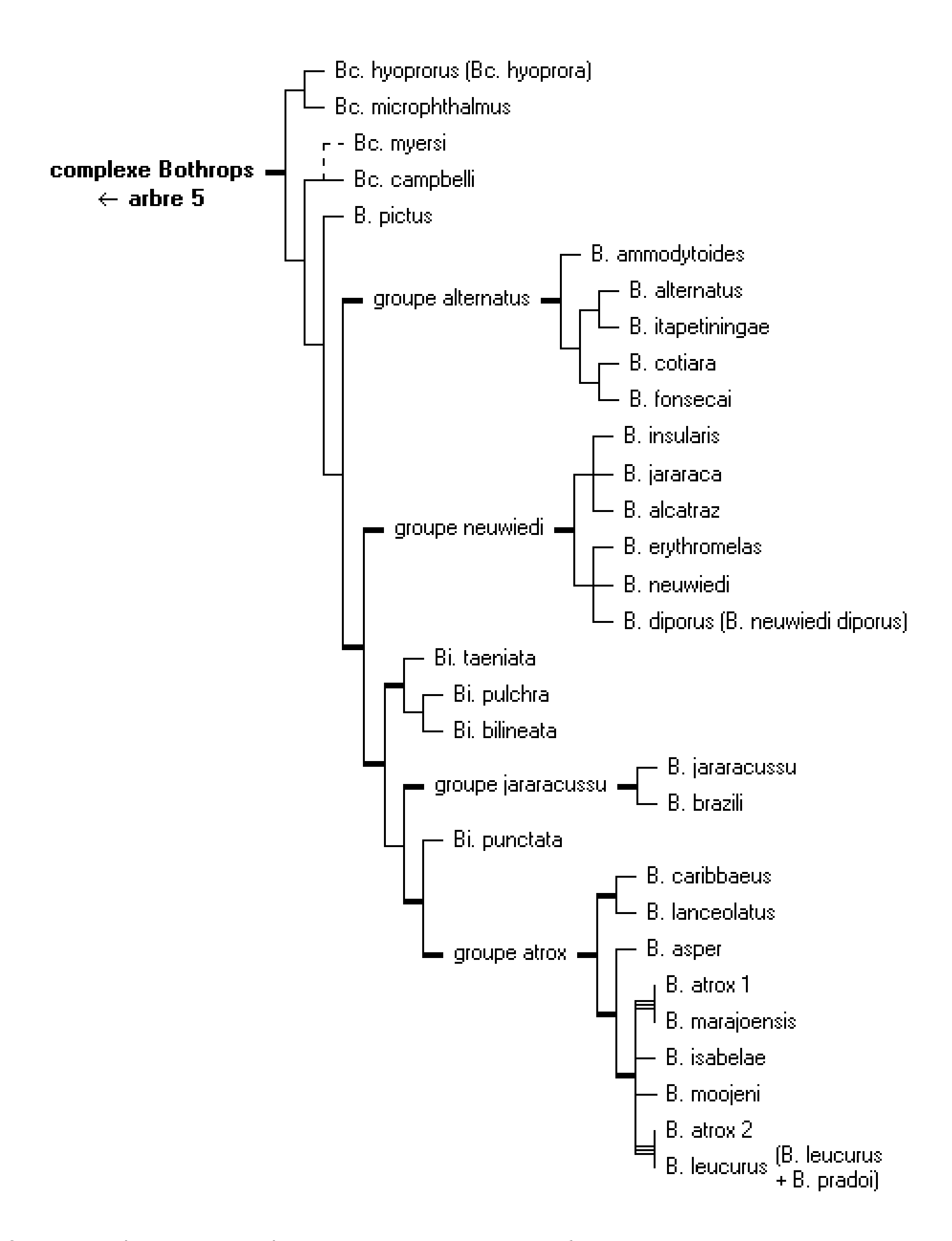
Arbre 8. Relations au sein du complexe *Porthidium*.

Les trois genres constituant le complexe ***Porthidium*** sont bien identifiés, le genre ***Atropoides*** semblant être frère des deux autres, cette relation étant toutefois mal supportée. De même, la monophylie de ce genre est incertaine, l'espèce *A. picadoi* étant souvent rapprochée des deux autres genres ou du seul genre *Porthidium*.

Plusieurs sous-espèces ont été élevées au rang d'espèces : *A. occiduus* (qui est peut-être ditypique), *A. mexicanus*, *A. nummifer*, *P. arcosae*. De même, ***Cerrophidion*** *godmani* pourrait être un complexe d'espèces non encore reconnues.

Les espèces *P. hespere*, *P. volcanicum* et *C. barbouri* n'ont pas été étudiées sur des bases moléculaires, leur placement est purement hypothétique (identifiées par des traits pointillés).

Se référer à la partie III-2-2-1-4-2 pour plus de détails sur l'établissement de cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.

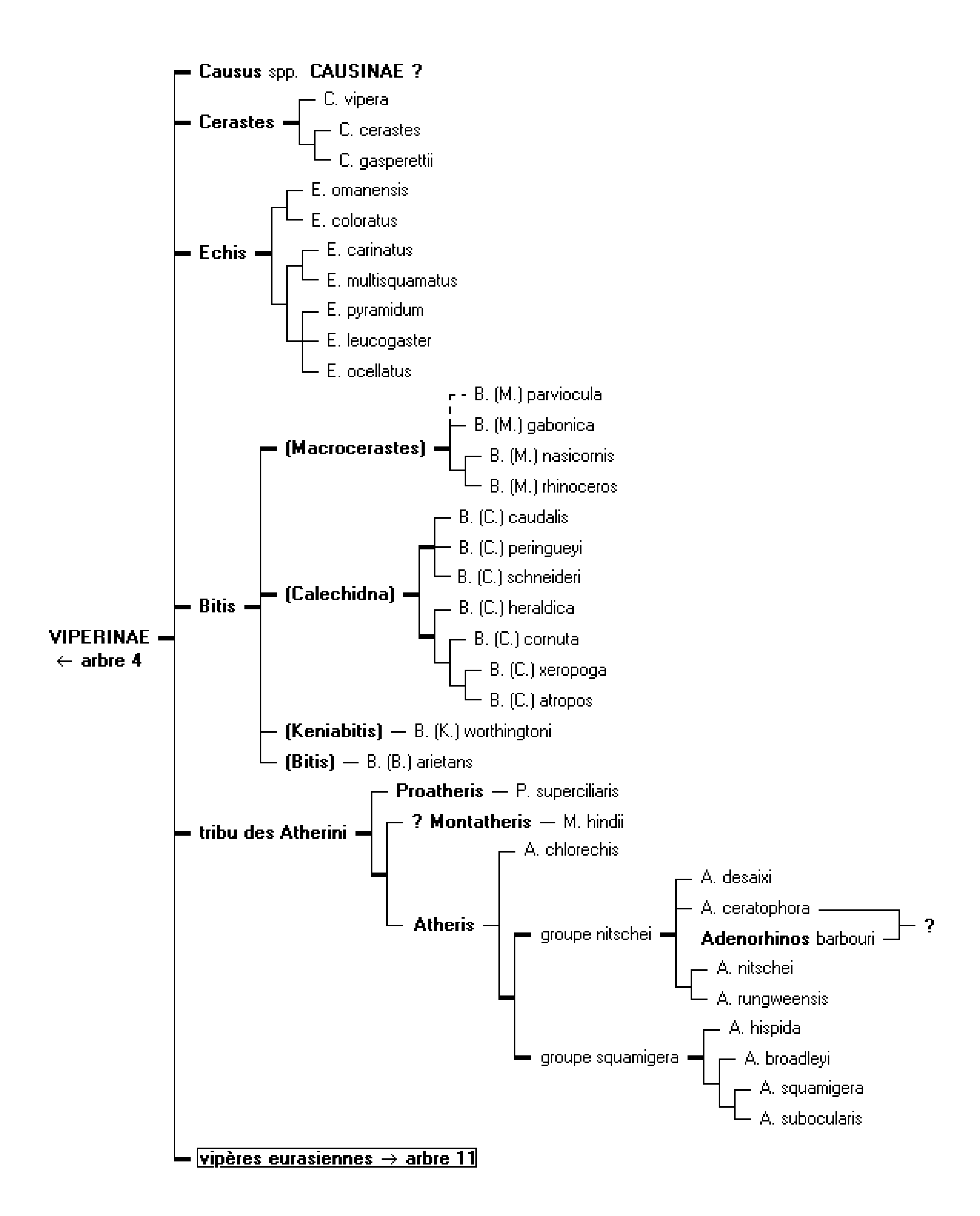


Arbre 9. Relations au sein du complexe *Bothrops*.

Les trois genres constituant le complexe *Bothrops* sont à redéfinir : le genre ***Bothrocophias*** (abrev. Bc.) est diphylétique par la position de *Bc. campbelli* (et peut-être de *Bc. myersi*), et le genre ***Bothriopsis*** (abrev. Bi.) est niché au sein du genre ***Bothrops*** (abrev. B.) et est sûrement diphylétique par l'espèce *Bi. punctata*.

Toutefois, les relations sont globalement bien résolues au sein de ce complexe. Ainsi, en synonymant *Bi. punctata* au genre *Bothrops*, et en redéfinissant les groupes *alternatus* et *neuwiedi* ainsi que les espèces *Bc. campbelli* (+/- *Bc. myersi*) et *B. pictus* selon des nouveaux genres, les trois genres redeviendraient monophylétiques.

Se référer à la partie III-2-2-1-4-3 pour plus de détails sur l'établissement de cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.

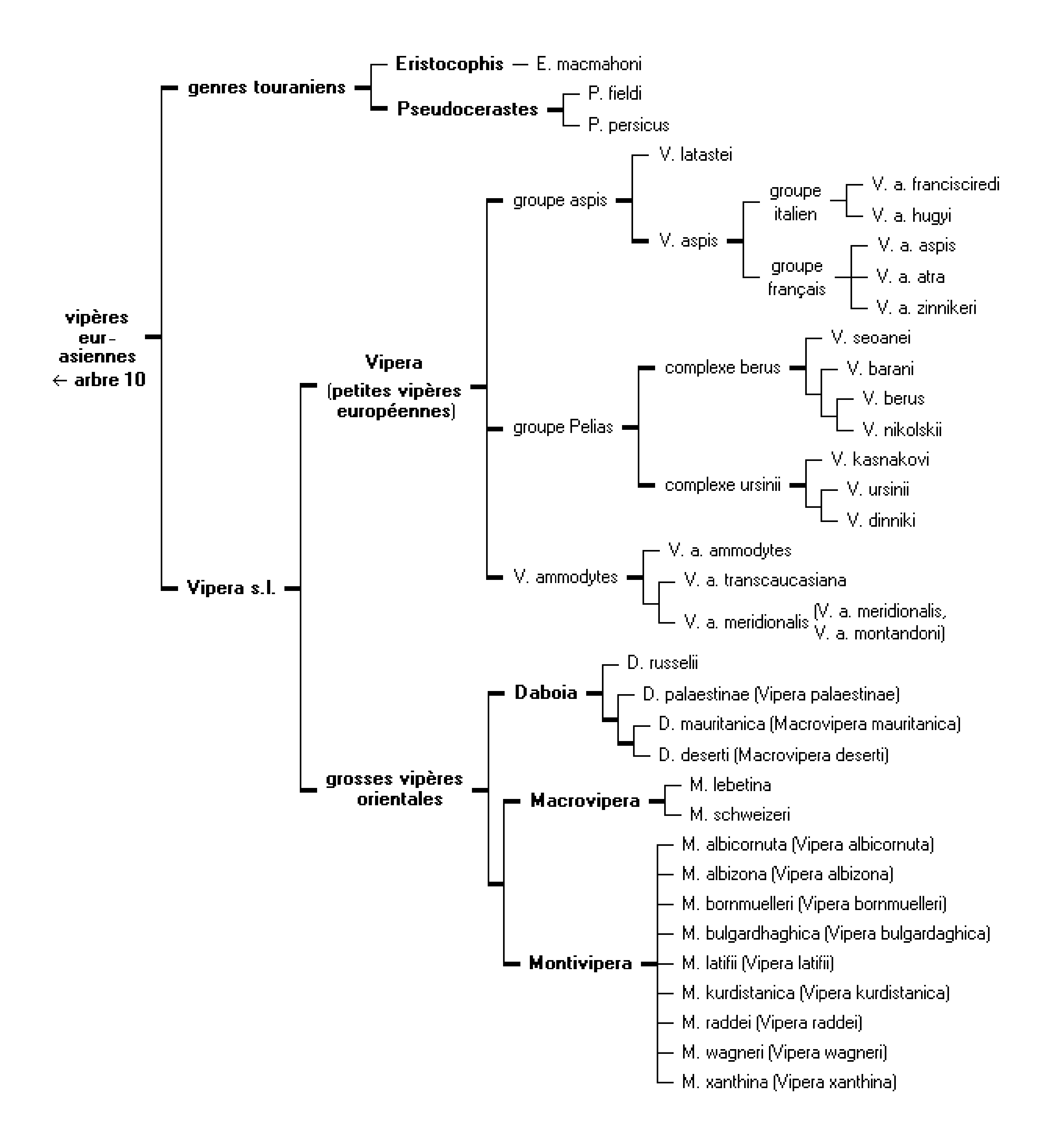

Causus spp. CAUSINAE ?
Cerastes
C. vipera
C. cerastes
C. gasperettii
Echis
E. omanensis
E. coloratus
E. carinatus
E. multisquamatus
E. pyramidum
E. leucogaster
E. ocellatus
Bitis
(Macrocerastes)
B. (M.) parviocula
B. (M.) gabonica
B. (M.) nasicornis
B. (M.) rhinoceros
(Calechidna)
B. (C.) caudalis
B. (C.) peringueyi
B. (C.) schneideri
B. (C.) heraldica
B. (C.) cornuta
B. (C.) xeropoga
B. (C.) atropos
(Keniabitis) — B. (K.) worthingtoni
(Bitis) — B. (B.) arietans
VIPERINAE
← arbre 4
tribu des Atherini
Proatheris — P. superciliaris
? Montatheris — M. hindii
Atheris
A. chlorechis
groupe nitschei
A. desaixi
A. ceratophora
Adenorhinos barbouri
?
A. nitschei
A. rungweensis
groupe squamigera
A. hispida
A. broadleyi
A. squamigera
A. subocularis
vipères eurasiennes → arbre 11

Arbre 10. Relations au sein des *Viperinae*.

Les différents genre de vipères de cet arbre sont tous bien définis mais leurs relations ne sont pas du tout résolues. En particulier, le genre *Causus* est régulièrement admis comme constituant une sous-espèce à part, mais ceci n'a pas pu être confirmé par ce travail.

Quatre sous-genres ont été récemment validés ou créés au genre *Bitis*, leur monophylie étant bien admise par les études moléculaires et morphologiques. Les relations au sein de la tribu des *Atherini* sont toutefois moins certaines, en particulier par la position de *Montatheris hindii* qui n'a pas été intégrée aux études moléculaires, et d'*Adenorhinos barbouri* qui pourrait être incluse au sein du genre *Atheris* (comme sœur d'*Atheris ceratophora*).

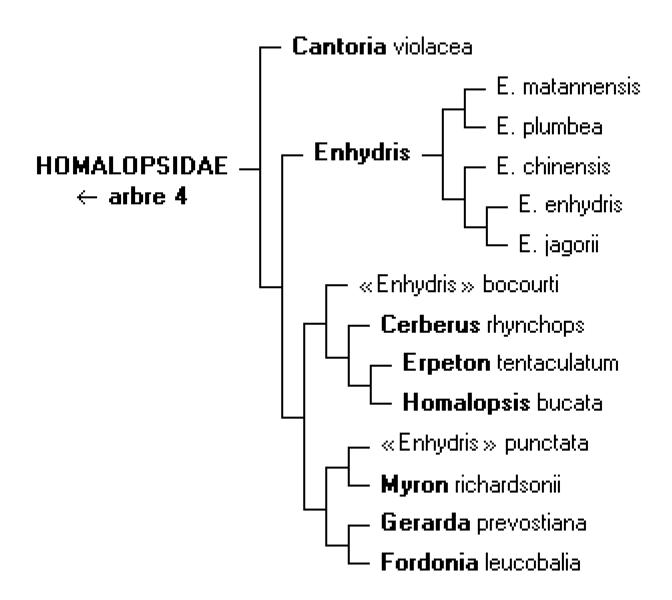
Se référer à la partie III-2-2-2 pour plus de détails sur l'établissement de cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.


vipères
eur-
asiennes
← arbre 10
genres touraniens
Eristocophis — E. macmahoni
Pseudocerastes
P. fieldi
P. persicus
Vipera s.l.
Vipera
(petites vipères
européennes)
groupe aspis
V. latastei
V. aspis
groupe
italien
V. a. francisciredi
V. a. hugyi
groupe
français
V. a. aspis
V. a. atra
V. a. zinnikeri
groupe Pelias
complexe berus
V. seoanei
V. barani
V. berus
V. nikolskii
complexe ursinii
V. kasnakovi
V. ursinii
V. dinniki
V. ammodytes
V. a. ammodytes
V. a. transcaucasiana
V. a. meridionalis
(V. a. meridionalis,
V. a. montandoni)
grosses vipères
orientales
Daboia
D. russelii
D. palaestinae (Vipera palaestinae)
D. mauritanica (Macrovipera mauritanica)
D. deserti (Macrovipera deserti)
Macrovipera
M. lebetina
M. schweizeri
Montivipera
M. albicornuta (Vipera albicornuta)
M. albizona (Vipera albizona)
M. bornmuelleri (Vipera bornmuelleri)
M. bulgardhaghica (Vipera bulgardaghica)
M. latifii (Vipera latifii)
M. kurdistanica (Vipera kurdistanica)
M. raddei (Vipera raddei)
M. wagneri (Vipera wagneri)
M. xanthina (Vipera xanthina)

Arbre 11. Relations au sein des vipères eurasiennes.

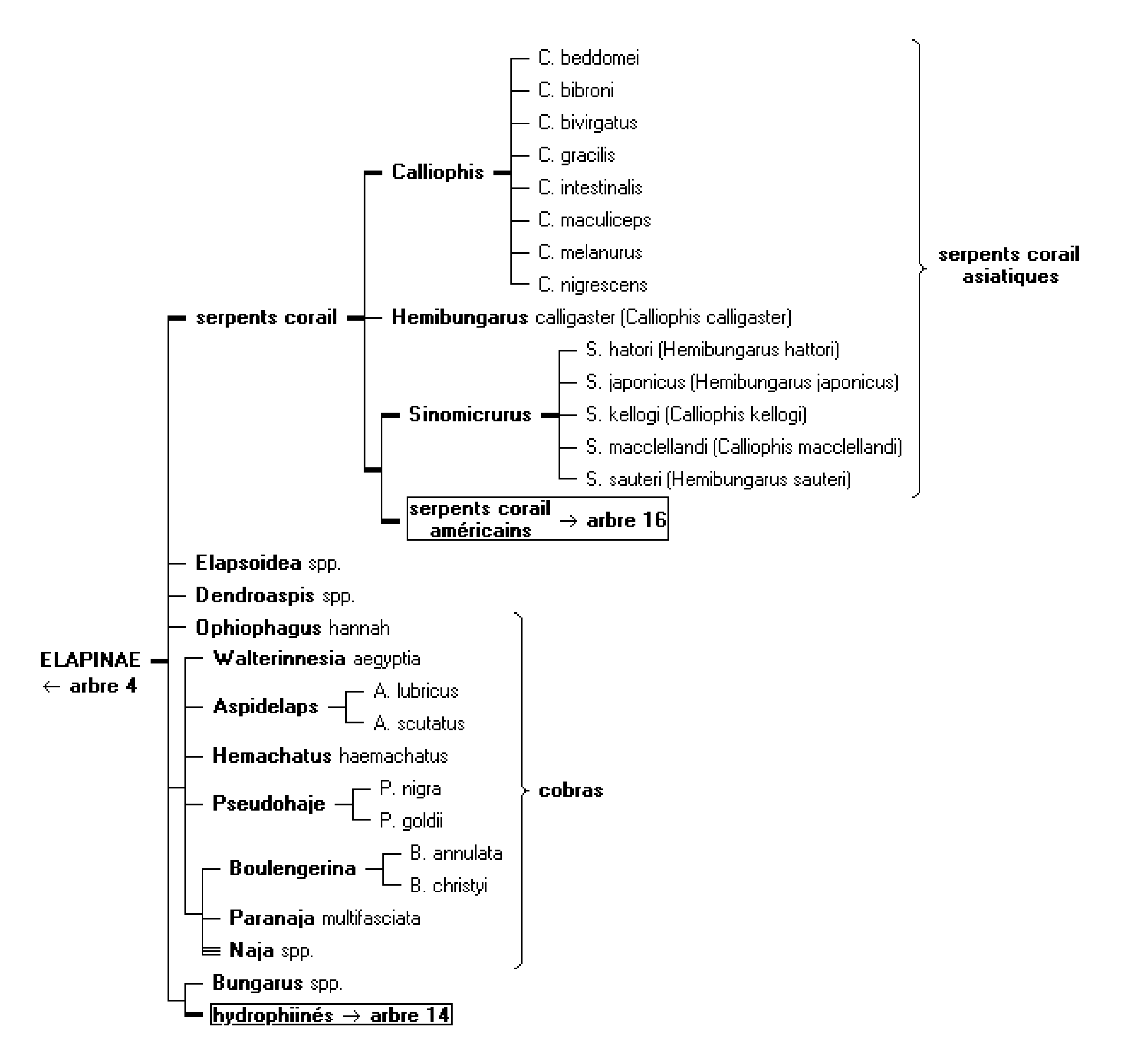
Les relations au sein des vipères eurasiennes sont parfaitement résolues : les trois espèces touraniennes occupent une position basale, détachée du complexe *Vipera sensu lato* (s.l.). Dans ce complexe, le genre ***Vipera*** *sensu stricto* ne désigne plus que les vipères européennes, dans lequel trois lignées sont distinguées. Les autres espèces ont été synonymées au genre ***Daboia*** *(« Vipera » palaestinae, « Macrovipera » mauritanica, « M. » deserti*) ou élevées au rang de genre ***Montivipera*** (complexe *« Vipera » xanthina*), le genre ***Macrovipera*** se trouvant restreint aux espèces asiatiques (*M. lebetina* en étant l'espèce type).

Se référer à la partie III-2-2-2-6 pour plus de détails sur l'établissement de cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.



Arbre 12. Relations au sein de la famille des *Homalopsidae*.

Cet arbre présente la phylogénie de la famille telle que l'ont trouvé Voris *et al*. (2002), seule étude phylogénétique portant sur cette famille, par comparaison des gènes *cyt b* et codant pour les ARN 12S et 16S. Aucune classe n'a donc été considérée comme fortement supportée. Notez que le genre *Enhydris* pourrait être polyphylétique.



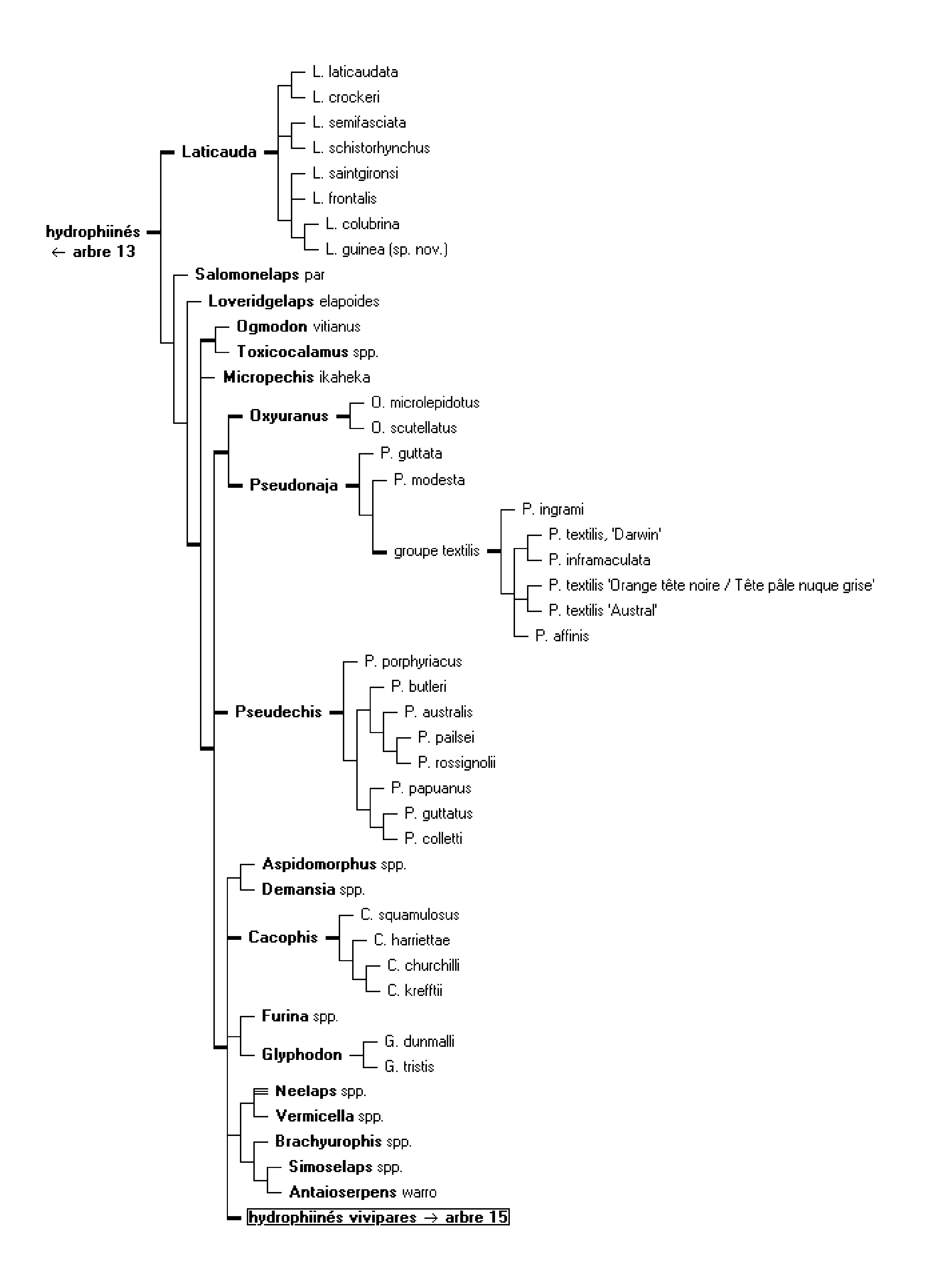
Arbre 13. Relations au sein de la sous-famille des *Elapinae*.

Les relations au sein de la sous-famille des *Elapinae* sont mal résolues : les cobras sont peut-être monophylétiques (à l'exclusion du cobra royal *Ophiophagus hannah*), mais les autres genres occupent une position inconnue.

Les serpents corail sont en revanche parfaitement reconnus. Les genres *Calliophis* et *Hemibungarus* ont récemment été réarrangés, aboutissant à la création du genre *Sinomicrurus*, lequel est frère d'un groupe monophylétique de serpents corail américains.

Le groupe des hydrophiinés est fortement supporté comme monophylétique, les relations des élapinés n'étant pas définies (le genre *Bungarus* pourrait être frère de ces serpents australasiens).

Se référer à la partie III-2-2-5-1 pour plus de détails sur l'établissement de cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.


hydrophiinés
← arbre 13
Laticauda
L. laticaudata
L. crockeri
L. semifasciata
L. schistorhynchus
L. saintgironsi
L. frontalis
L. colubrina
L. guinea (sp. nov.)
Salomonelaps par
Loveridgelaps elapoides
Ogmodon vitianus
Toxicocalamus spp.
Micropechis ikaheka
Oxyuranus
O. microlepidotus
O. scutellatus
Pseudonaja
P. guttata
P. modesta
groupe textilis
P. ingrami
P. textilis, 'Darwin'
P. inframaculata
P. textilis 'Orange tête noire / Tête pâle nuque grise'
P. textilis 'Austral'
P. affinis
Pseudechis
P. porphyriacus
P. butleri
P. australis
P. pailsei
P. rossignolii
P. papuanus
P. guttatus
P. colletti
Aspidomorphus spp.
Demansia spp.
Cacophis
C. squamulosus
C. harriettae
C. churchilli
C. krefftii
Furina spp.
Glyphodon
G. dunmalli
G. tristis
Neelaps spp.
Vermicella spp.
Brachyurophis spp.
Simoselaps spp.
Antaioserpens warro
hydrophiinés vivipares → arbre 15

Arbre 14. Relations au sein des hydrophiinés.

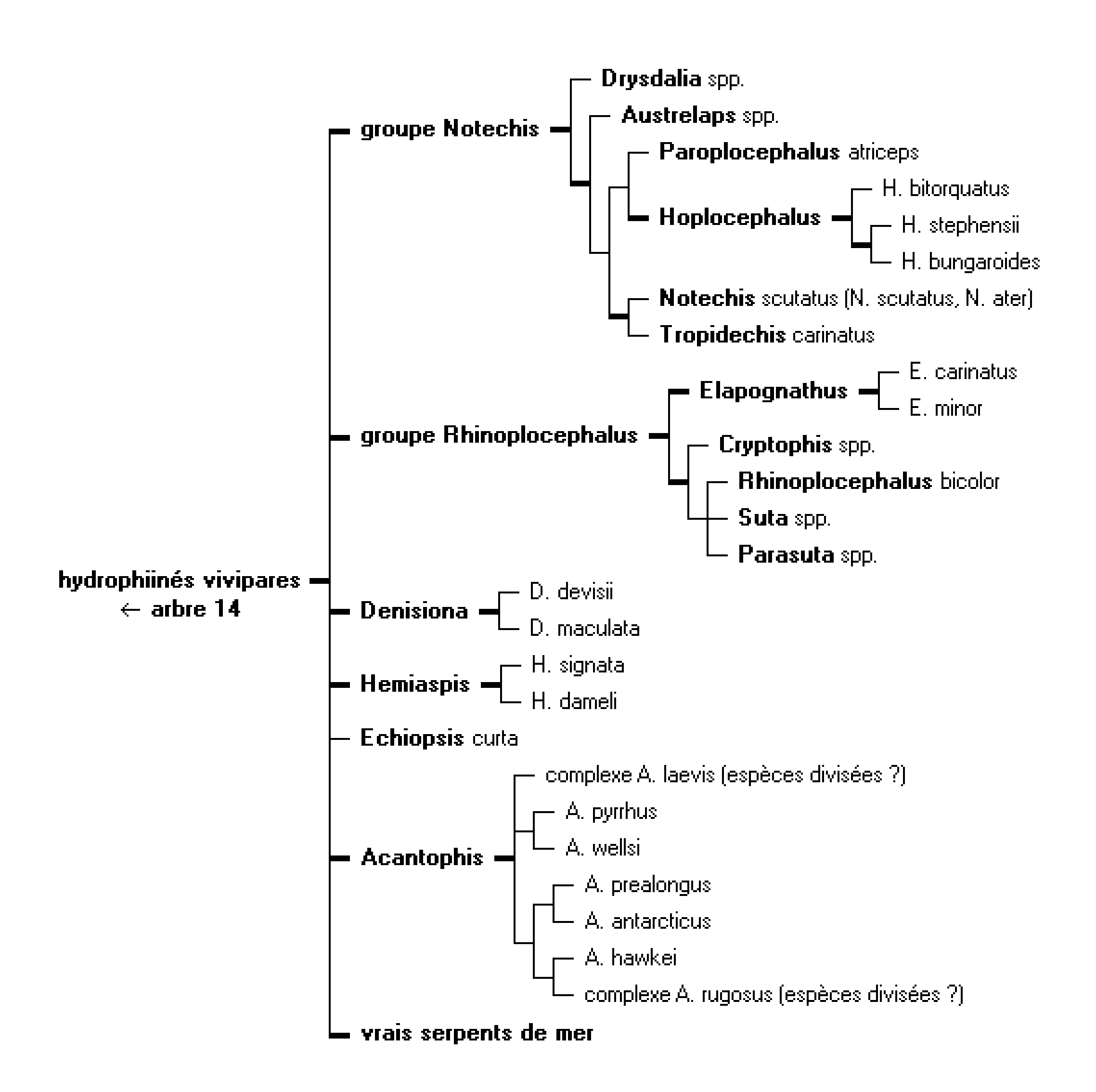
Les *Elapinae* australasiens ont été plusieurs fois l'objet d'études phylogénétiques spécifiques. Pourtant, peu de relations sont considérées comme certaines.

Les genres mélanésiens (*Salomonelaps, Loveridgelaps, Ogmodon, Toxicocalamus, Micropechis*) occupent une position basale, les relations entre eux étant mal résolues. Le genre *Laticauda* pourrait être le premier taxon à diverger.

La « tribu des *Pseudonajini* » (statut indéfini du fait du changement de rang taxonomique des « *Elapinae* » *sensu* EMBL Reptile Database, [D]), constituée des genres *Oxyuranus* et *Pseudonaja*, est fortement supportée, les relations au sein de ce groupe étant bien définies (l'espèce *P. textilis* est au moins diphylétique et tritypique).

Les relations au sein des petits serpents ovipares sont mal définies. Il semble à peu près certain que les hydrophiinés vivipares, qui formeraient un groupe monophylétique, aient divergé à partir de ces serpents.

Se référer à la partie III-2-5-1-3 pour plus de détails sur l'établissement de cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.

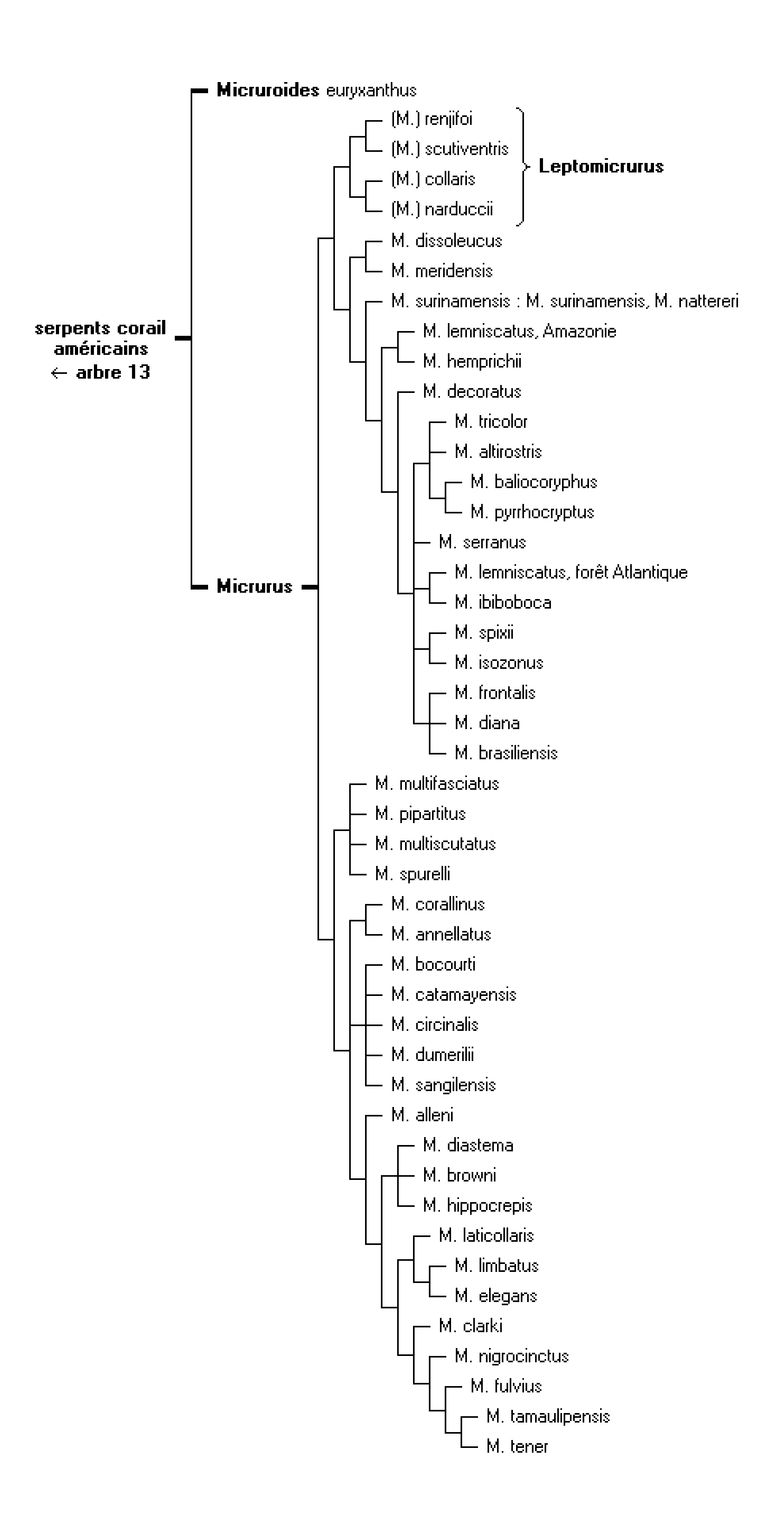

hydrophiinés vivipares
← arbre 14
groupe Notechis
Drysdalia spp.
Austrelaps spp.
Paroplocephalus atriceps
Hoplocephalus
H. bitorquatus
H. stephensii
H. bungaroides
Notechis scutatus (N. scutatus, N. ater)
Tropidechis carinatus
groupe Rhinoplocephalus
Elapognathus
E. carinatus
E. minor
Cryptophis spp.
Rhinoplocephalus bicolor
Suta spp.
Parasuta spp.
Denisiona
D. devisii
D. maculata
Hemiaspis
H. signata
H. dameli
Echiopsis curta
Acantophis
complexe A. laevis (espèces divisées ?)
A. pyrrhus
A. wellsi
A. prealongus
A. antarcticus
A. hawkei
complexe A. rugosus (espèces divisées ?)
vrais serpents de mer

Arbre 15. Relations au sein des hydrophiinés vivipares.

Cet arbre présente les relations entre les serpents terrestres australiens vivipares et les vrais serpents de mer avec qui ils partagent ce mode de reproduction. Les groupes *Notechis* et *Rhinoplocephalus* sont bien reconnus et globalement bien résolus. Le seul changement taxonomique a signaler est la synonymie de *Notechis ater* à l'espèce type du genre, lequel devient donc monotypique. Au sein des complexes *A. laevis* et *A. rugosus*, plusieurs espèces pourraient être reconnues.

Le groupe des vrais serpents de mer est de loin la classe la mieux supportée de cette sous-famille. Ses relations n'ont toutefois jamais été étudiées spécifiquement. Deux groupes lui sont reconnus : le groupe *Aipysurus* rassemble les genres *Aipysurus* et *Emydocephalus*, le groupe *Hydrophis* étant constitué de tous les autres genres. Notez que la distinction du genre *Laticauda* de ces serpents marins ne fait maintenant plus aucun doute.

Se référer à la partie III-2-5-1-3-2 pour plus de détails sur l'établissement de cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.

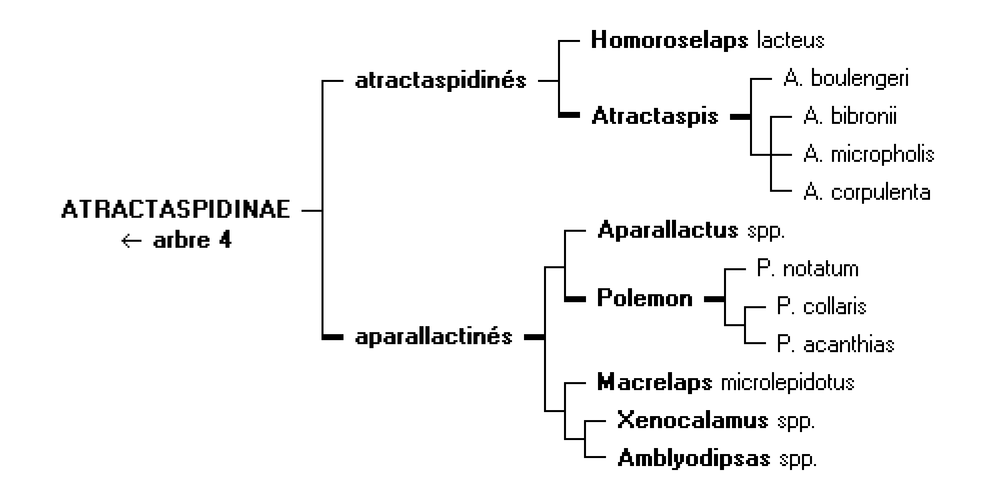

Micruroides euryxanthus
(M.) renjifoi
(M.) scutiventris
(M.) collaris
(M.) narduccii
Leptomicrurus
M. dissoleucus
M. meridensis
M. surinamensis : M. surinamensis, M. nattereri
serpents corail
américains
← arbre 13
M. lemniscatus, Amazonie
M. hemprichii
M. decoratus
M. tricolor
M. altirostris
M. baliocoryphus
M. pyrrhocryptus
M. serranus
Micrurus
M. lemniscatus, forêt Atlantique
M. ibiboboca
M. spixii
M. isozonus
M. frontalis
M. diana
M. brasiliensis
M. multifasciatus
M. pipartitus
M. multiscutatus
M. spurelli
M. corallinus
M. annellatus
M. bocourti
M. catamayensis
M. circinalis
M. dumerilii
M. sangilensis
M. alleni
M. diastema
M. browni
M. hippocrepis
M. laticollaris
M. limbatus
M. elegans
M. clarki
M. nigrocinctus
M. fulvius
M. tamaulipensis
M. tener

Arbre 16. Relations au sein des serpents corail américains.

L'arbre présenté ci-contre correspond au consensus établi par Gutberlet et Harvey (2004). Seules deux tiers des espèces y sont représentées, les autres n'ayant jamais été étudiées dans un contexte de phylogénie.

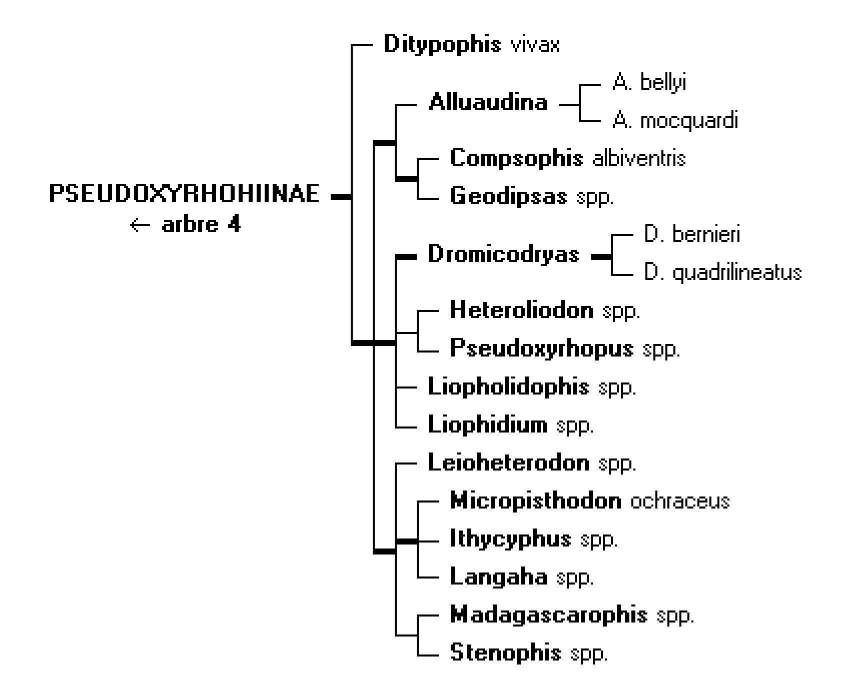
A ce consensus sont rajoutées les associations suivantes : groupe (*altirostris* (*baliocoryphus*, *pyrrhocryptus*)) ; rapprochement de *M. isozonus* et *M. spixii* ; rapprochement de *M. tamaulipensis* et *M. tener* ; élévation des deux sous-espèces *M. s. surinamensis* et *M. s. nattereri* au rang d'espèces.

Se référer à la partie III-2-5-1-4-1-2 pour plus de détails sur l'établissement de cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.



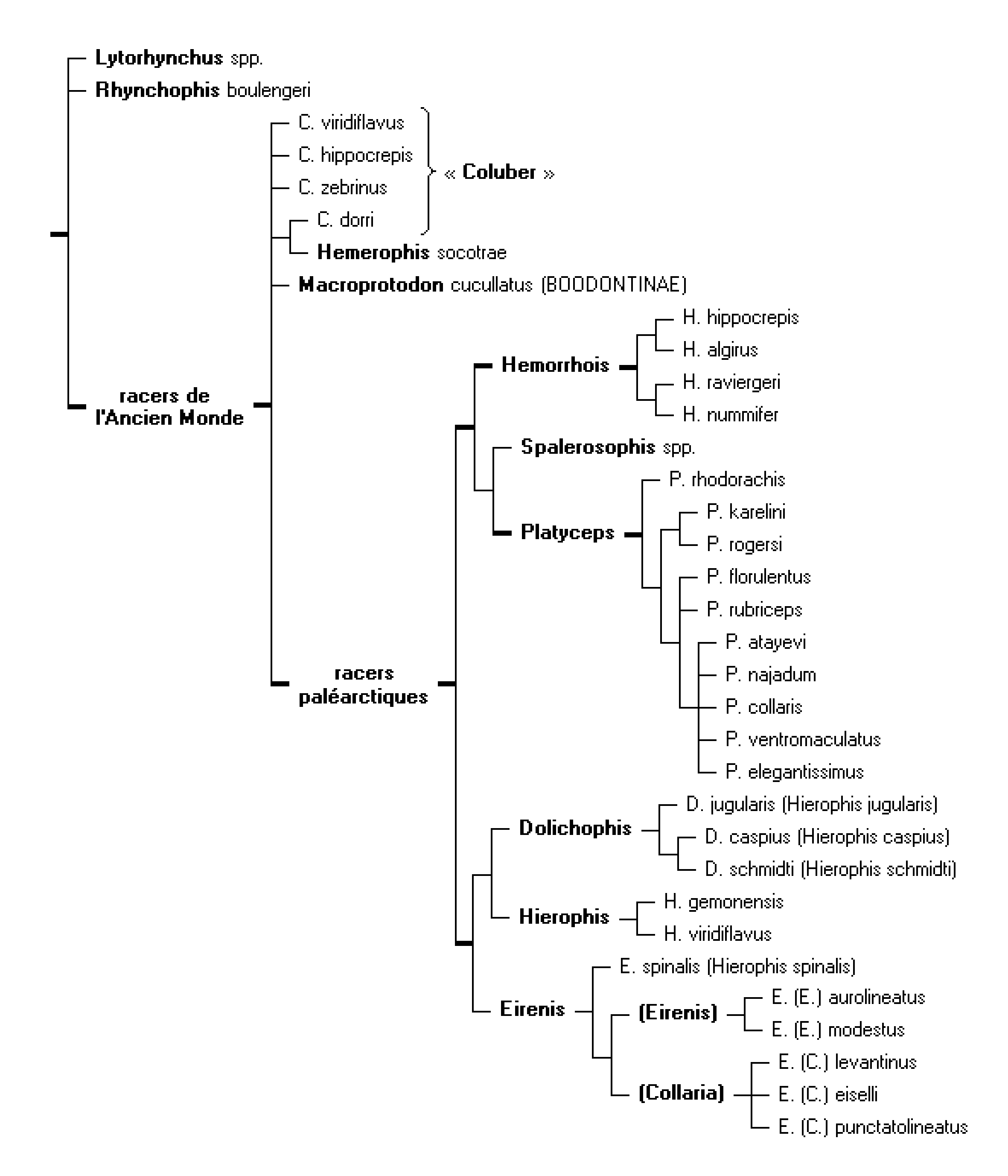
Arbre 17. Relations au sein de la sous-famille des *Atractaspidinae*.

Cet arbre présente le consensus des résultats obtenus par Nagy *et al*. (2005). Un certain nombre de classes y sont parfaitement supportées (identifiées par des traits épais). En particulier, les atractaspidinés et les aparallactinés sont bien identifiés, le genre énigmatique *Homoroselaps* s'alliant plutôt au premier ensemble. Se référer à la partie III-2-5-2 pour plus de détails sur la phylogénie de cette sous-famille.



Arbre 18. Relations au sein de la sous-famille des *Pseudoxyrhophiinae*.

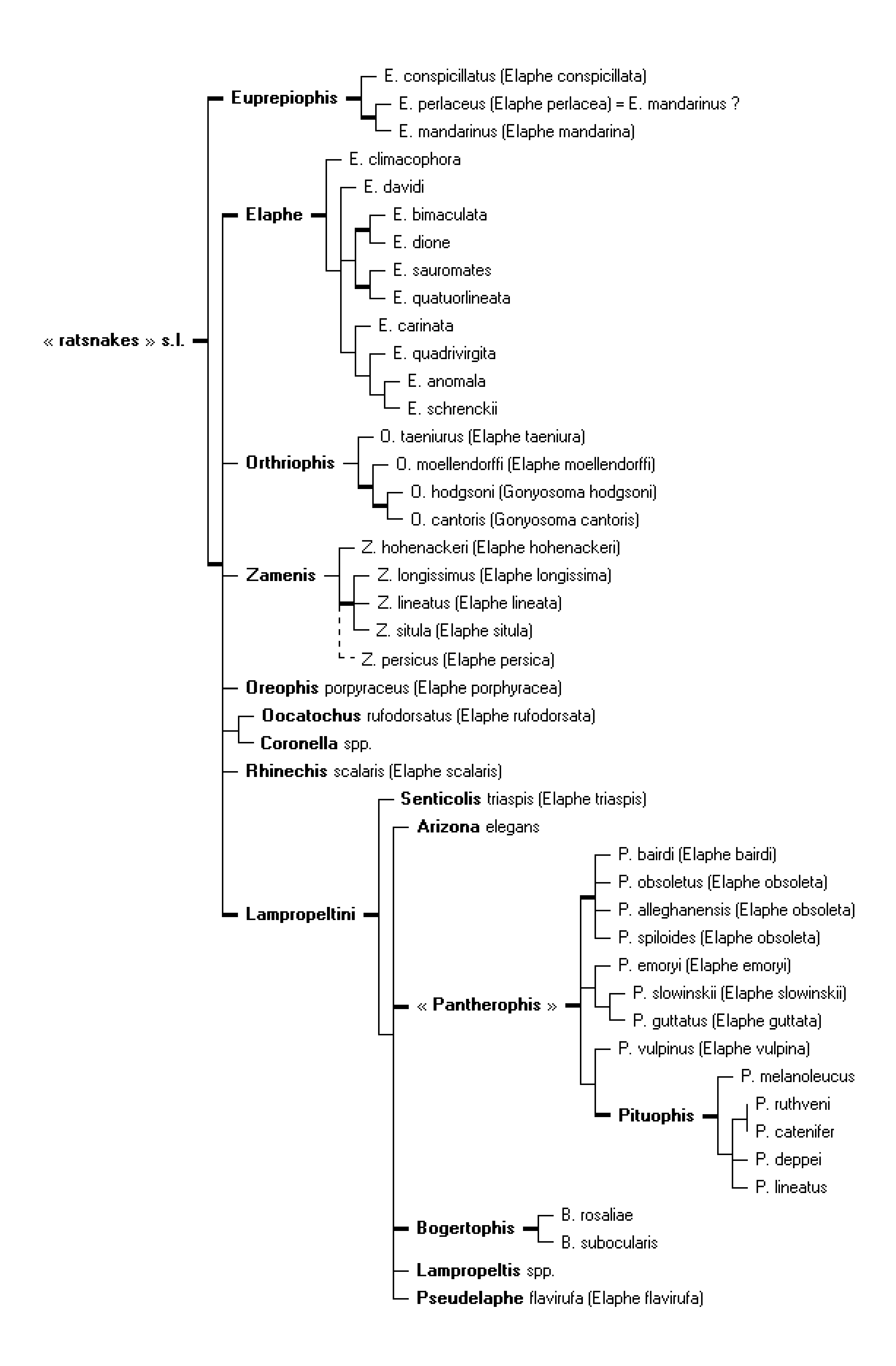
Cet arbre présente le consensus des résultats obtenus par Nagy *et al.* (2003), dans lequel seules les classes relativement bien supportées sont considérées comme résolues. Un certain nombre de classes y sont parfaitement supportées (identifiées par des traits épais). En particulier, le genre monotypique *Ditypophis*, endémique de Socotra, est séparé à la base d'un groupe monophylétique comprenant tous les genres malgaches (à l'exclusion de *Mimophis*, *Psammophiinae*). Se référer à la partie III-2-5-3 pour plus de détails sur la phylogénie de cette sous-famille.



Arbre 19. Relations au sein des « *racers* » du Nouveau Monde

Les « *racers* » du Nouveau Monde sont un des quelques groupes de la très vaste sous-famille des *Colubrinae* bien reconnus, les relations entre ces groupes étant toutefois impossibles à définir à l'heure actuelle. Il semble cependant certain que les espèces américaines du genre *Coluber* ne sont pas reliées aux espèces du Nouveau Monde, raison pour laquelle les quatre espèces reportées dans cet arbre sont écrites entre guillemets. Par ailleurs, le genre *Hierophis* a récemment été corrigé pour être monophylétique, aboutissant à la validation du genre *Dolichophis* et à l'inclusion de *« Hierophis » spinalis* dans le genre *Eirenis* (au sein duquel deux sous-genres sont bien identifiés).

Se reporter à la partie III-2-6-1-2 pour plus de détails sur cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.



« ratsnakes » s.l.
Euprepiophis
E. conspicillatus (Elaphe conspicillata)
E. perlaceus (Elaphe perlacea) = E. mandarinus ?
E. mandarinus (Elaphe mandarina)
Elaphe
E. climacophora
E. davidi
E. bimaculata
E. dione
E. sauromates
E. quatuorlineata
E. carinata
E. quadrivirgita
E. anomala
E. schrenckii
Orthriophis
O. taeniurus (Elaphe taeniura)
O. moellendorffi (Elaphe moellendorffi)
O. hodgsoni (Gonyosoma hodgsoni)
O. cantoris (Gonyosoma cantoris)
Zamenis
Z. hohenackeri (Elaphe hohenackeri)
Z. longissimus (Elaphe longissima)
Z. lineatus (Elaphe lineata)
Z. situla (Elaphe situla)
Z. persicus (Elaphe persica)
Oreophis porpyraceus (Elaphe porphyracea)
Oocatochus rufodorsatus (Elaphe rufodorsata)
Coronella spp.
Rhinechis scalaris (Elaphe scalaris)
Lampropeltini
Senticolis triaspis (Elaphe triaspis)
Arizona elegans
« Pantherophis »
P. bairdi (Elaphe bairdi)
P. obsoletus (Elaphe obsoleta)
P. alleghanensis (Elaphe obsoleta)
P. spiloides (Elaphe obsoleta)
P. emoryi (Elaphe emoryi)
P. slowinskii (Elaphe slowinskii)
P. guttatus (Elaphe guttata)
P. vulpinus (Elaphe vulpina)
Pituophis
P. melanoleucus
P. ruthveni
P. catenifer
P. deppei
P. lineatus
Bogertophis
B. rosaliae
B. subocularis
Lampropeltis spp.
Pseudelaphe flavirufa (Elaphe flavirufa)

Arbre 20. Relations au sein des « *ratsnakes* ».

Le genre *Elaphe* est le second ce cette thèse dont la composition ait été complètement revue par rapport à celle acceptée par l'EMBL Reptile Database ([D]), aboutissant à la création de neuf genres.

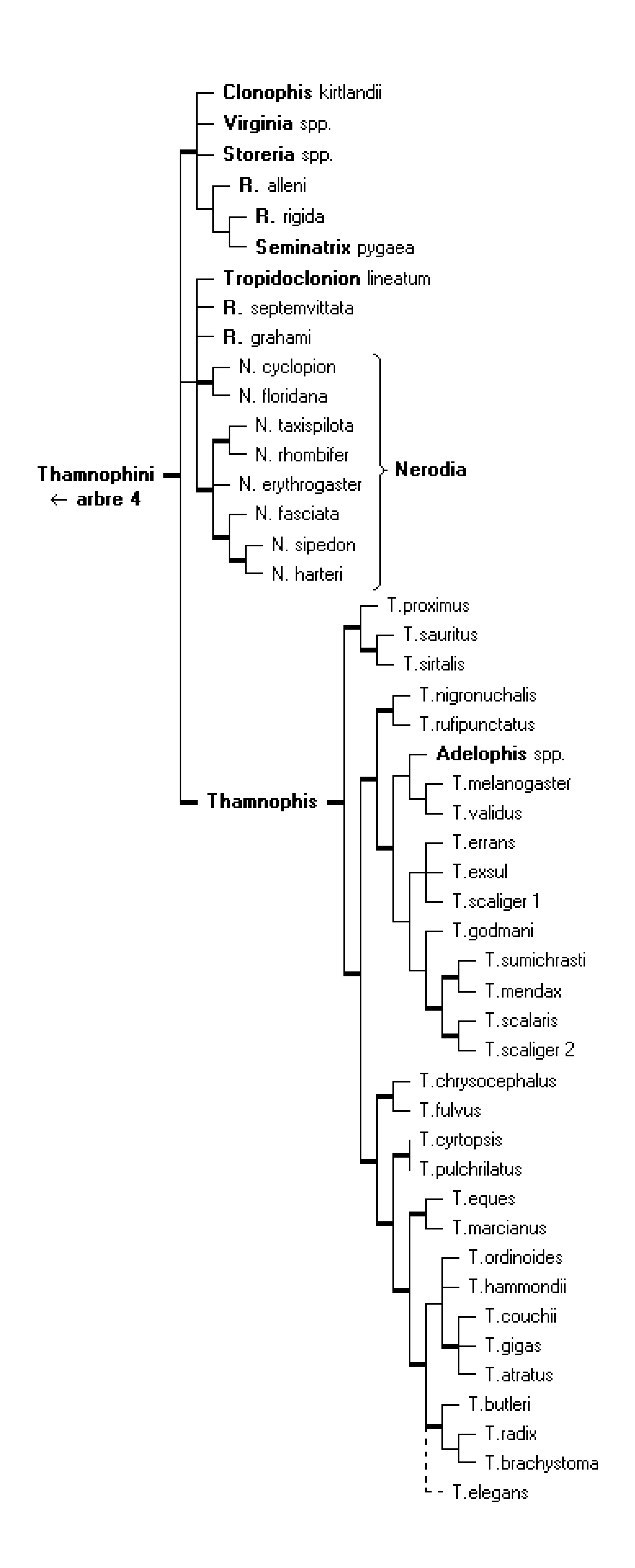
La tribu des ***Lampropeltini***, représentant les serpents du Nouveau Monde, est bien identifiée et monophylétique. Les espèces *triaspis* et *flavirufa* sont validées dans les genres monotypique ***Senticolis*** et ***Pseudelaphe***, respectivement ; le genre ***Pantherophis*** inclus au moins huit espèces anciennement attribuées au genre « *Elaphe* », mais serait polyphylétique par la position du genre ***Pituophis***.

Dans les espèces du Nouveau Monde, les espèces *rufodorsata* et *scalaris* sont confirmées dans les genres monotypiques ***Rhinechis*** et ***Oocatochus***, respectivement, et l'espèce *porphyracea* est incluse dans le nouveau genre ***Oreophis***. La validité du genre ***Zamenis*** est également confirmée (même si la position de *Z. persicus* est encore douteuse), et le genre ***Orthriophis*** est créé pour décrire quatre espèces des genres *Elaphe* et *Gonyosoma*.

Tous ces serpents acceptent pour taxon basal trois espèces regroupées dans le nouveau genre ***Euprepiophis*** (*E. perlaceus* pourrait être un synonyme junior de *E. mandarinus*).

Une fois faites ces révisions taxonomiques, le genre ***Elaphe*** ne se limite plus qu'à un petit groupe de serpents incluant *E. sauromates*, l'espèce type du genre.

Se reporter à la partie III-2-6-1-3 pour plus de détails sur cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.

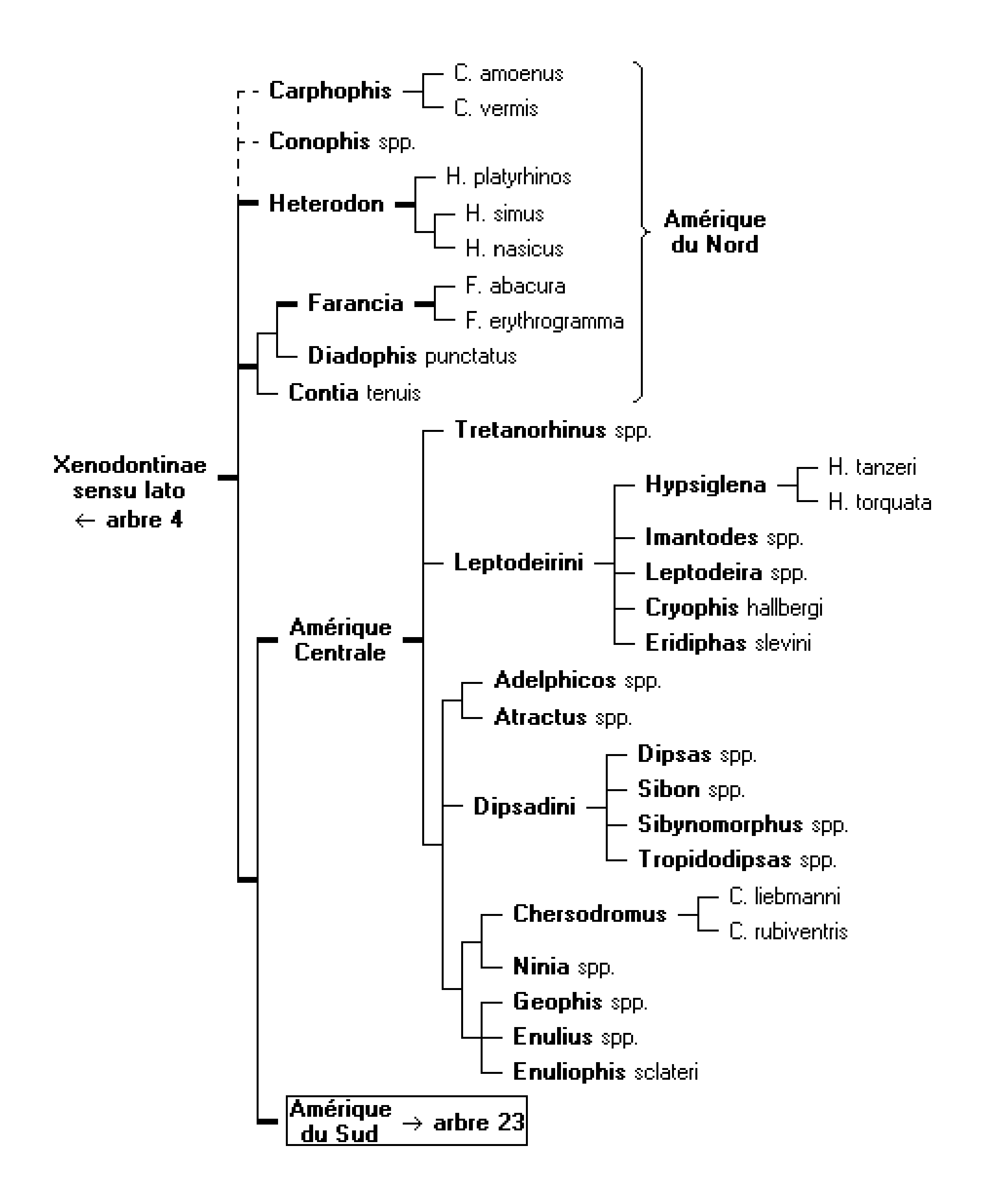

Clonophis kirtlandii
Virginia spp.
Storeria spp.
R. alleni
R. rigida
Seminatrix pygaea
Tropidoclonion lineatum
R. septemvittata
R. grahami
N. cyclopion
N. floridana
N. taxispilota
N. rhombifer
N. erythrogaster
N. fasciata
N. sipedon
N. harteri
Nerodia
Thamnophini
← arbre 4
Thamnophis
T.proximus
T.sauritus
T.sirtalis
T.nigronuchalis
T.rufipunctatus
Adelophis spp.
T.melanogaster
T.validus
T.errans
T.exsul
T.scaliger 1
T.godmani
T.sumichrasti
T.mendax
T.scalaris
T.scaliger 2
T.chrysocephalus
T.fulvus
T.cyrtopsis
T.pulchrilatus
T.eques
T.marcianus
T.ordinoides
T.hammondii
T.couchii
T.gigas
T.atratus
T.butleri
T.radix
T.brachystoma
T.elegans

Arbre 21. Relations au sein de la tribu des *Thamnophini*.

Dans la sous-famille des *Natricinae*, seule la tribu des *Thamnophini*, correspondant aux serpents américains, a pu être détaillée selon l'arbre représenté ci-contre.

Trois groupes lui sont bien reconnus : une classe dite des « semi-fouisseurs », même si seuls les genres *Clonophis*, *Virginia* et *Storeria* se partagent cet habitus ; un groupe *Nerodia*, ces deux premiers groupes confirmant sans aucun doute possible la polyphylie du genre *Regina* ; et le genre *Thamnophis* dont la phylogénie a été détaillée. La position du genre *Adelophis* pourrait rendre ce dernier genre paraphylétique. La position de *Thamnophis elegans* est variable suivant les études, ce qui pourrait confirmer qu'il s'agit d'un complexe polytypique.

Se reporter à la partie III-2-6-3 pour plus de détails sur cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.

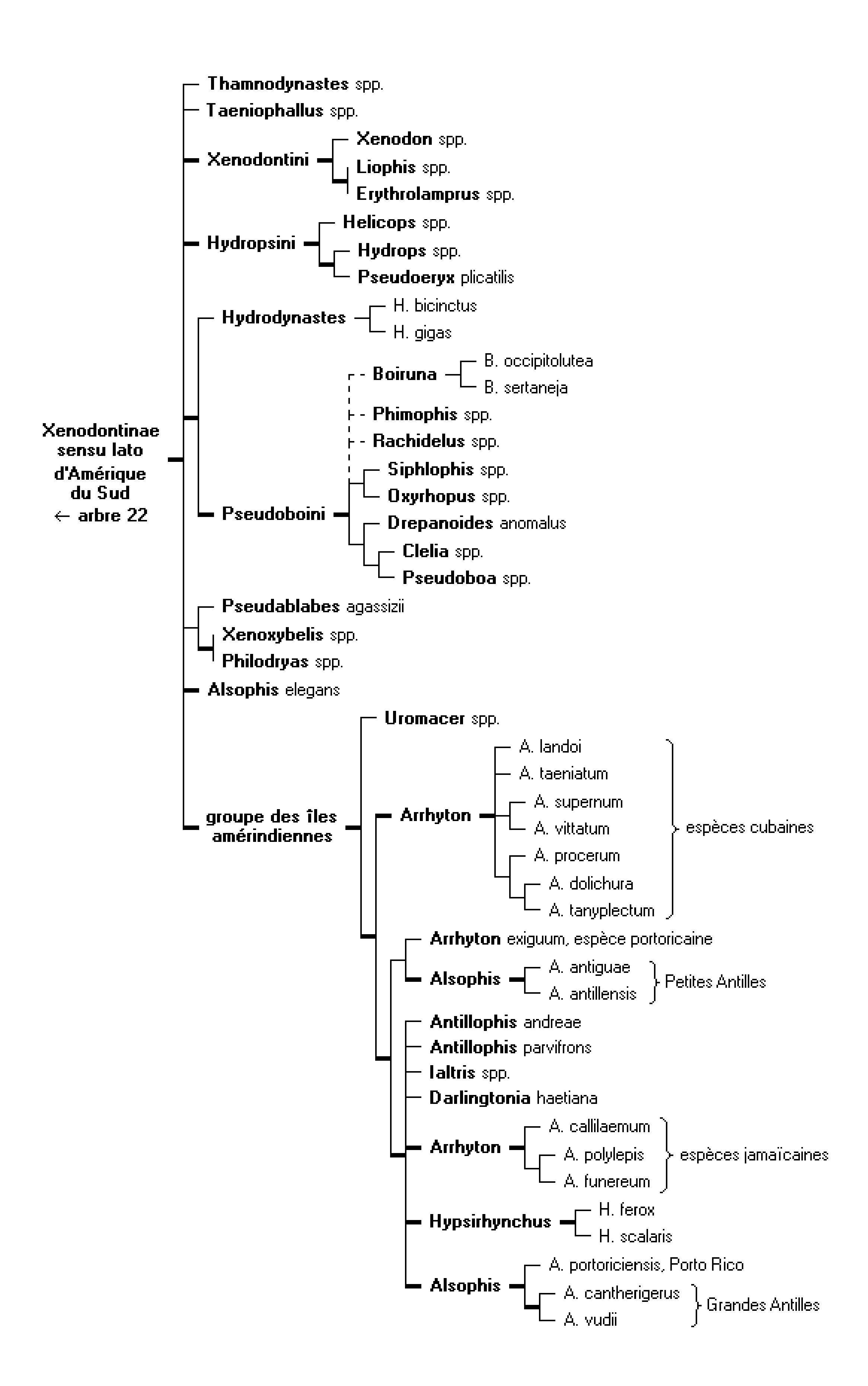

Carphophis
C. amoenus
C. vermis
Conophis spp.
Heterodon
H. platyrhinos
H. simus
H. nasicus
Farancia
F. abacura
F. erythrogramma
Diadophis punctatus
Contia tenuis
Amérique du Nord
Xenodontinae sensu lato ← arbre 4
Tretanorhinus spp.
Hypsiglena
H. tanzeri
H. torquata
Leptodeirini
Imantodes spp.
Leptodeira spp.
Cryophis hallbergi
Eridiphas slevini
Amérique Centrale
Adelphicos spp.
Atractus spp.
Dipsadini
Dipsas spp.
Sibon spp.
Sibynomorphus spp.
Tropidodipsas spp.
Chersodromus
C. liebmanni
C. rubiventris
Ninia spp.
Geophis spp.
Enulius spp.
Enuliophis sclateri
Amérique du Sud → arbre 23

Arbre 22. Relations au sein des *Xenodontinae sensu lato*.

Les *Xenodontinae sensu lato*, correspondant aux sous-familles des « *Xenodontinae* » et des « *Dipsadinae* » telles qu'actuellement reconnues par l'EMBL Reptile Database ([D]) sont assez bien identifiés géographiquement, reconnaissant une classe centraméricaine, une classe d'Amérique du Sud, et un groupe de serpents nord-américains dont la monophylie reste encore à tester.

Dans l'arbre ci-contre, la sous-famille d'origine des différents genres n'a volontairement pas été reportée. Tous les serpents d'Amérique Centrale sont des « *Dipsadinae* », et une très grande majorité des serpents d'Amérique du Sud sont des « *Xenodontinae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]). La composition des serpents nord-américains est plus dispersée : les genres *Heterodon, Conophis* et *Farancia* sont des « *Xenodontinae* » alors que les genres *Carphophis, Diadophis* et *Contia* appartiennent aux « *Dipsadinae* » (*sensu* EMBL Reptile Database, [D]). Si la monophylie de ces serpents est confirmée, le mieux pourrait être de restreindre les *Dipsadinae* aux serpents d'Amérique Centrale et les *Xenodontinae* aux serpents d'Amérique du Sud (incluant les quelques « *Dipsadinae* » sud-américains) et de définir un (ou plusieurs) genre(s) pour les serpents d'Amérique du Nord.

Se reporter à la partie III-2-6-5 pour plus de détails sur cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.


Thamnodynastes spp.
Taeniophallus spp.
Xenodontini
Xenodon spp.
Liophis spp.
Erythrolamprus spp.
Hydropsini
Helicops spp.
Hydrops spp.
Pseudoeryx plicatilis
Hydrodynastes
H. bicinctus
H. gigas
Boiruna
B. occipitolutea
B. sertaneja
Phimophis spp.
Rachidelus spp.
Siphlophis spp.
Oxyrhopus spp.
Pseudoboini
Drepanoides anomalus
Clelia spp.
Pseudoboa spp.
Xenodontinae sensu lato d'Amérique du Sud ← arbre 22
Pseudablabes agassizii
Xenoxybelis spp.
Philodryas spp.
Alsophis elegans
Uromacer spp.
A. landoi
A. taeniatum
A. supernum
A. vittatum
Arrhyton
espèces cubaines
A. procerum
A. dolichura
A. tanyplectum
groupe des îles amérindiennes
Arrhyton exiguum, espèce portoricaine
Alsophis
A. antiguae
A. antillensis
Petites Antilles
Antillophis andreae
Antillophis parvifrons
Ialtris spp.
Darlingtonia haetiana
Arrhyton
A. callilaemum
A. polylepis
A. funereum
espèces jamaïcaines
Hypsirhynchus
H. ferox
H. scalaris
Alsophis
A. portoriciensis, Porto Rico
A. cantherigerus
A. vudii
Grandes Antilles

Arbre. 23. Relations au sein des *Xenodontinae sensu lato* d'Amérique du Sud.

Cette classe bien supportée pourrait être la définition des seuls *Xenodontinae*. Un certain nombre d'ensembles sont bien reconnus, incluant les tribus des ***Xenodontini***, des ***Hydropsini*** et des ***Pseudoboini***.

Une **classe insulaire** est également parfaitement supportée. Dans cette classe, les limites des genres sont très mal définies : le genre *Arrhyton* est partagé en un groupe cubain, un groupe jamaïcain et une espèce portoricaine ; le genre *Alsophis* est lui-même partagé entre un groupe des Petites Antilles et un autre des Grandes Antilles, lequel est sœur de l'espèce portoricaine de ce genre ; par ailleurs, l'espèce *Alsophis elegans* est fortement supportée pour ne même pas appartenir à ce groupe insulaire ; enfin, les deux espèces du genre *Antillophis*, si leurs relations ne sont pas résolues, ne sont sûrement pas liées l'une à l'autre. Aucune proposition taxonomique n'a toutefois été faite concernant ces genres.

De même, l'inclusion des genres *Thamnodynastes* et *Taeniophallus*, actuellement reconnus comme des « *Dipsadinae* » par l'EMBL Reptile Database ([D]), à cette classe sudaméricaine est très fortement supportée.

Se reporter à la partie III-2-6-5-2-3 pour plus de détails sur cette phylogénie et sur la bibliographie correspondante.

Toulouse, 2007

NOM : VALLI Prénom : Vincent

TITRE : Actualisation des connaissances sur la systématique et la phylogénie des serpents

RESUME :

L'apport de la génétique a récemment révolutionné les connaissances sur la systématique et la phylogénie des reptiles en général, des serpents en particulier. Dans un soucis de ne désigner que des groupes monophylétiques, la définition des *Reptilia* a été modifiée pour inclure les oiseaux (*Aves*) et exclure les « reptiles mammaliens » ; la classification des *Squamata* a été révisée, en particulier concernant la position des *Iguania*, désormais inclus avec les *Serpentes* et les *Anguimorpha* au sein des *Toxicofera* ; le terme des *Scolecophidia* a été abandonné, les *Serpentes* n'étant plus partagés qu'en *Scolecophidia* et *Alethinophidia* ; et trois des quatre familles actuellement reconnues de *Colubroidea* (*Atractaspididae*, *Elapidae*, *Colubridae*) ont été redéfinies. La superfamille est ainsi nouvellement séparée en familles des *Xenodermatidae*, des *Pareatidae*, des *Homalopsidae* (toutes trois étant des anciennes sous-familles des Colubridae), des *Elapidae* (redéfinie) et des *Colubridae* (redéfinie), seule celle des *Viperidae* n'ayant pas été modifiée. La phylogénie aux niveaux générique et spécifique a été précisée pour les *Crotalinae* et, dans la mesure du possible, pour les autres groupes de *Colubroidea*.

MOTS-CLES : reptiles, serpents, *Colubroidea*, crotales, phylogénie, systématique, taxonomie.

ENGLISH TITLE: Updating the knowledge on snakes' systematic and phylogeny.

ABSTRACT:

Genetic contribution recently revolutionized our knowledge on systematic and phylogeny of reptiles in general, on snakes in particular. The definition of *Reptilia* was thus modified to include birds (*Aves*) and to exclude "mammalian reptiles"; squamates' (*Squamata*) classification was reviewed, particularly concerning the phylogenetic position of *Iguania*, now included with the *Serpentes* and the *Anguimorpha* within the *Toxicofera*; the term "*Scolecophidia*" was abandoned, the *Serpentes* solely being separated in *Scolecophidia* and *Alethinophidia*; and three out of the four families of *Colubroidea* nowadays accepted (*Atractaspididae, Elapidae, Colubridae*) have been defined again. This superfamily is now composed of the families of *Xenodermatidae*, *Pareatidae*, *Homalopsidae* (three former subfamilies of *Colubridae*), *Elapidae* (as newly defined) and *Colubridae* (as newly defined), *Viperidae* being thus the sole family not to being modified. Phylogeny at generic and specific levels were precised for *Crotalinae* and, when possible, for the rest of *Colubroidea*.

KEYWORDS: reptiles, snakes, *Colubroidea*, pit-vipers, phylogeny, systematic, taxonomy.